

И.И.ШМАЛЬГАУЗЕН

Избранные
труды

ПУТИ
И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ЭВОЛЮЦИОННОГО
ПРОЦЕССА



ИЗДАТЕЛЬСТВО НАУКА

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Секция химико-технологических и биологических наук

*Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова*

И.И.ШМАЛЬГАУЗЕН

Избранные
труды

ПУТИ
И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ЭВОЛЮЦИОННОГО
ПРОЦЕССА



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1983

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса.
Избранные труды. М.: Наука, 1983. 360 с.

Книга включает монографию ведущего советского теоретика-эволюциониста «Пути и закономерности эволюционного процесса», а также три неопубликованные статьи, посвященные рассмотрению отдельных вопросов по той же тематике. Впервые эволюционный процесс представляется как самодвижущаяся, т. е. саморегулирующаяся, система.

Предназначается биологам всех специальностей и научным работникам в области смежных дисциплин, интересующихся вопросами эволюционной теории и вопросами регуляции эволюционного процесса.

Ил. 7. Табл. 6. Библиогр. 7 с.

Редакционная коллегия:

академик

М. С. ГИЛЯРОВ

(ответственный редактор),

академик

В. Е. СОКОЛОВ,

доктор биол. наук

Э. И. ВОРОБЬЕВА,

доктор биол. наук

И. М. МЕДВЕДЕВА

(редактор)

О ТРУДАХ АКАДЕМИКА И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА ПО ЗАКОНОМЕРНОСТЯМ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ

Академик И. И. Шмальгаузен пришел к исследованию закономерностей и механизмов эволюционного процесса во второй половине своей деятельности. Непосредственный ученик А. Н. Северцова, он в начале своего многогранного научного пути выполнил классические сравнительно-морфологические исследования по эволюционным изменениям плавников у рыб. Он блестяще свел обширные данные по сравнительной анатомии позвоночных в выдающийся по полноте и сжатости материала и по ясности и четкости изложения курс, который дополнил детальным очерком по филогении позвоночных и ее закономерностям, — это «Основы сравнительной анатомии», выдержавшие четыре издания [1923, 1935, 1938, 1947]. Он основал и возглавил киевскую школу экспериментальных зоологов, обобщая и направляя исследования по закономерностям развития животных, подходя к организму как к целому в индивидуальном и историческом развитии.

Затем, уже в Москве, руководил исследованиями своих сотрудников (М. М. Камшилов, Я. Я. Лусис и др.) по естественному отбору в возглавлявшемся им Институте эволюционной морфологии. Синтезу огромных по масштабу данных, несомненно, способствовало и то, что он многие годы читал курс теории эволюции; это побуждало его привлекать все новые и новые данные, накапливаемые в разных областях биологии.

Из работ Ивана Ивановича Шмальгаузена по проблемам эволюции «Пути и закономерности эволюционного процесса» мне особенно близки. С этой книгой, вышедшей в 1940 г., или с ее отдельными разделами, я имел счастье познакомиться за 8 лет до ее выхода. Акад. И. И. Шмальгаузен читал в Киевском университете курс «Теория эволюции», а мне в 1932 г. довелось его слушать. В то время биологический факультет университета в Киеве входил в состав Киевского Института профессионального образования, в 1933 году, по слиянии с Киевским физико-химико-математическим институтом, после многолетних перестроек, вновь ставшего университетом.

На свои лекции Иван Иванович приходил всегда очень подтянутым, в строгом черном пиджаке с глухим воротом. С собой он приносил стопки листов конспектов, многие из которых, несомненно, использовались им не один год, их бумага стала желтоватой, цвета мамонтовой кости. Иван Иванович не стыдился в них все время смотреть на протяжении своей лекции, почти не отрывая от них глаз. Читал Иван Иванович не глядя на аудиторию,

очень четко и внятно, как бы уясняя для себя свои мысли, ровным голосом, не меняя интонаций. Сухие по форме эти лекции были исключительно насыщены содержанием, личность профессора-академика и его облик внушали всеобщее уважение, и в небольшой светлой, обычно солнечной аудитории слышно было, как муха пролетит. Студенты внимательно слушали и тщательно записывали, у всех было такое чувство, что это не такие лекции, как многие другие, что это не просто курс лекций, а рождающийся синтез данных о самом современном состоянии науки. И когда вышла книга И. И. Шмальгаузена, я с удовольствием «узнавал» в ней места из его лекций. Несомненно как то, что в своих лекциях Иван Иванович излагал содержание своей еще только созревающей книги, так и то, что курс теории эволюции, который он читал, служил для него стимулом для синтеза огромного собранного им разностороннего материала.

Сам И. И. Шмальгаузен подчеркивает в предисловии к «Путям и закономерностям», что эта книга возникла под влиянием такой же компактной книги его учителя — А. Н. Северцова — «Главные направления эволюционного процесса». Но нельзя не отметить существенного различия этих двух книг. Если А. Н. Северцов практически не выходил за рамки материалов классической геккелевской триады — сравнительной анатомии, палеонтологии и эмбриологии, то автор «Путей и закономерностей» привлекает материалы и генетики, и зоогеографии, и экологии, и экспериментальной эмбриологии. Исходя из тезиса, что эволюция может строиться только на сложных комбинациях малых мутаций, определяющих благоприятные для организма изменения, автор «Путей» подчеркивает метафоричность дарвиновской характеристики борьбы за существование и отмечает наибольшую важность борьбы за существование, независимой от численности организма. И. И. Шмальгаузен приходит к представлениям о зависящей и не зависящей от численности формах борьбы за существование, перекликающимся позже, в 50-е годы, с широко дискутировавшейся в англоязычной экологической литературе проблемой зависящих от плотности популяции (density dependent) и не зависящих (density independent) от нее факторов, определяющих колебания численности видов (А. Milne; Nicholson и др.). Накопление вредных мутаций, перестройка генотипа без видимого изменения фенотипа, мобилизация фонда скрытых мутаций при изменении условий и выявление при этом благоприятных новых комбинаций, естественный отбор как отражение складывающихся отношений организма со средой почти конспективно изложены в этой книге.

И. И. Шмальгаузен разбирает роль географической и биологической изоляции в видообразовании и приходит к выводу о том, что изоляция, способствуя дифференцировке таксонов, не является условием процесса эволюции в противоположность, на-

пример Э. Майру, который склоняется к признанию ведущей роли только аллопатрического видообразования и почти отрицает симпатрическое.

Роль плейотропных генов, индивидуальная адаптация организмов к различным изменениям среды (норма реакции), представление о «генокопиях» и соотношении наследственной и ненаследственной изменчивости синтезированы И. И. Шмальгаузен в связанной с его именем концепции стабилизирующего отбора, как особой формы естественного отбора, в которой подчеркнуто значение модификаций в эволюционном процессе. Автор «Путей и закономерностей» приходит к убедительному, но парадоксально звучащему выводу, что «...эволюция организма определяет и изменения его генотипа» [1940, с. 57].

Рассматривая видообразование как этап эволюции, Шмальгаузен подчеркивает, что объектом отбора всегда бывает организм, а не признак. Согласившись с Робсоном и Ричардсом, что не менее 90% признаков, позволяющих диагностировать виды, относятся к числу нейтральных, не имеющих адаптивного значения, автор, однако, подчеркивает адаптивный характер изменений, ведущих к видообразованию, показывая, что в процессе эволюции отбираются не совершенно приспособленные, а наиболее приспособленные формы. Подчеркивая, что подавляющее большинство мутаций вредно, он отмечает, что их комбинация с исходными признаками в гетерозиготном состоянии делает их нейтральными, а что при известной перемене условий некоторые из них становятся полезными. Автор подчеркивает, что именно отбор играет творческую роль в эволюционном процессе. Поскольку организмы как целое — объекты элиминации и выживания, важно выяснение способов становления этой целостности организма. И. И. Шмальгаузен, развивая представление о координациях А. Н. Северцова, различает среди них биологические, динамические и топографические и характеризует их возможную роль в эволюции. Исключительно актуально звучит раздел книги о значении внешних и внутренних факторов в направлении эволюции. И. И. Шмальгаузен приходит к выводу, что выживание организма и направление его эволюции определяются конкретно устанавливающимися соотношениями между организмом и средой, а не организмом или средой порознь, и подчеркивает неограниченность потенции организмов к эволюции, а их вымирание — как результат своеобразного сочетания реальных условий среды и особенностей организма.

Развивая представления А. Н. Северцова о главных направлениях эволюции (биологического процесса), И. И. Шмальгаузен вносит более дробную их классификацию и предлагает однотипную для них терминологию. Можно отметить, что термины, предложенные А. Н. Северцовым в его изданной на немецком языке книге «Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution»,

мало использовались последующими эволюционистами, даже писавшими на немецком языке и вводившими свои наименования для тех же категорий явлений (например, В. Rensch), а термины И. И. Шмальгаузена, отражавшие морфологическую основу эволюционных изменений, получили у некоторых наших эволюционистов (А. А. Парамонов, К. М. Завадский) другое звучание, не связанное с морфологическим аспектом явлений (например, вместо ароморфоз Северцова — Шмальгаузена — арогенез). Как и в систематике, во избежание путаницы, целесообразно пользоваться принципом приоритета в терминологии.

И. И. Шмальгаузен дает наглядную схему (глава V) изменений среды, изменений организма и их последствий, характеризующих каждую форму «адаптациоморфоза». Разбирая типы адаптациогенеза, автор подчеркивает, что в борьбе за существование, при каждом первичном эволюционном изменении большее значение имеет общая элиминация форм с неблагоприятными признаками, чем селективное выживание отдельных особей. И. И. Шмальгаузен подчеркивает различие между общей (неселективной) элиминацией частей популяций или целых популяций и индивидуальной элиминацией, в процессе которой погибают менее приспособленные особи, и разбирает такие формы отбора, как отбор на жизнеспособность в условиях оптимума, на плодовитость, на высшую организацию, на приспособленность к частным условиям, на экономичность обмена и т. д. и намечает связи между формами естественного отбора, формами борьбы за существование, элиминации и адаптациоморфоза. И. И. Шмальгаузен, однако, не рассматривает алломорфозы и теломорфозы как предпосылки для ароморфоза, что позднее было сделано на примере насекомых [Гиляров, 1949] и низших позвоночных [Воробьева, 1979].

Завершает книгу раздел о закономерностях эволюции. Как и А. Н. Северцов, автор «Путей и закономерностей» в качестве критерия биологического прогресса вида принимает, прежде всего, увеличение его численности, рассматривает общие закономерности эволюции, подчеркивает, что эволюция вида, отстающего от изменений среды, протекает по пути биологического регресса, ведущего к вымиранию.

И. И. Шмальгаузен приходит в предлагаемой читателям книге к справедливости применения к эволюции ленинской концепции самодвижения применительно к филогенетическому развитию организмов. Цитатой высказывания В. И. Ленина о развитии, «так сказать, по спирали», завершается труд нашего выдающегося дарвиниста.

Во многом книга И. И. Шмальгаузена перекликается с концепциями зарубежных прогрессивных биологов, развивавших и развивающих концепцию «новой систематики», популяционную концепцию вида — с трудами Дж. Гексли, Эрнста Майра, Ф. Доб-

жанского. Однако следует подчеркнуть, что книга «Пути и закономерности» появилась раньше обобщающих трудов этих зарубежных эволюционистов и что во многом она гораздо последовательнее и шире. Глубина характеристики и анализа путей и закономерностей эволюционного процесса, данных И. И. Шмальгаузен, определяется не только привлечением для освещения проблем генетических представлений, но в первую очередь — подходом к проблеме с последовательно диалектико-материалистических позиций.

В настоящий том «Трудов» книга «Пути и закономерности эволюционного процесса» включена в переработанном автором, несколько расширенном виде, как она предполагалась к новому изданию в 1947 г. самим И. И. Шмальгаузен. Машинопись оригинала была любезно предоставлена составителям Ольгой Ивановной Шмальгаузен, получившей ее из Архива АН СССР: Фонд академика И. И. Шмальгаузена, опись № 1, ед. хран. 108 (не хватало только заключительной главы «Закономерности эволюции», печатающейся в книге с издания 1939—1940 года).

В предлагаемую вниманию читателей книгу избранных трудов И. И. Шмальгаузена включен и его очерк (скомпанный автором из дополнений ко 2-му изданию «Проблем дарвинизма», подготовленный им к печати, но оставшийся в отдельном виде неопубликованным) «Современные проблемы эволюционной теории», перекликающийся с «Пути и закономерностями эволюционного процесса». Он начинается с вопроса о факторах эволюции, среди которых И. И. Шмальгаузен различает такие, как мутирование (наследственная изменчивость), естественный отбор, случайные изменения при ограниченности популяции (т. е. изменение генофонда), реальное ограничение свободы скрещивания (панмиксии) при различных формах изоляции и, наконец, вселение в конкретную экологическую нишу. И. И. Шмальгаузен подчеркивает здесь, как и в других своих трудах, ведущее значение трех из них: наследственной изменчивости (как материала для эволюции), борьбы за существование (как контролирующего и направляющего фактора) и естественного отбора (как преобразующего механизма эволюции). Изоляция всякого рода, по И. И. Шмальгаузену, ускоряет дифференцировку, но не имеет такого важного значения, какое ей придается Э. Майром и многими другими биологами, сторонниками так называемой синтетической теории эволюции. Недаром еще в «Пути...» И. И. Шмальгаузен особенно внимательно критически разобрал теорию географической изоляции.

Рассматривая проблему мутирования, И. И. Шмальгаузен в этой работе уже исходит из представлений о значении двойной спирали ДНК, отмечая, что возникновение мутаций связано с изменением расположения хотя бы одной пары оснований в молекуле ДНК. Такие изменения возможны под влиянием ионизи-

рующей радиации, ультрафиолетовых лучей, которые он рассматривает отдельно от ионизирующего излучения, и химических агентов. Кроме того, «спонтанные мутации» могут возникать с повышением температуры, что косвенно указывает на химическую природу явления (ускорение скорости протекания реакции с ростом температуры). Локальная перестройка молекулы ДНК в месте ее ионизации (с выделением H_2O_2) рассматривается И. И. Шмальгаузенем как основа мутационных изменений.

Перестройки локусов в ДНК рассматриваются в очерке как «простые мутации», они определяют качество и количество различных. синтезируемых клетками соединений — углеводов, жиров, белков, витаминов и т. д. Сложность взаимодействия изменений, вызываемых мутациями, ведет к очень глубоким перестройкам в процессах развития организма животного в ходе реализации признака.

На примере доминантных мутаций эритроцитов при серповидно-клеточной анемии, или талассемии, летальных в гомозиготном состоянии, И. И. Шмальгаузен хорошо иллюстрирует относительность вредности несомненно вредных мутаций — в малярийных местностях гетерозиготные носители этих летальных генов, вызывающих дефект эритроцитов, выживают, так как плазмодии не могут развиваться в их эритроцитах. Этот пример перекликается с неоднократно приводившимся В. Н. Беклемишевым экологопаразитологическим: африканские антилопы защищаются от конкуренции вторгающихся в их ареал палеарктических копытных с помощью своих паразитов-трипаносом, возбудителей болезни «наганы», смертельной для вторженцев и неопасной для аборигенных антилоп.

И. И. Шмальгаузен, исходя из своих общих представлений, делает попытку иллюстрации того, как человек овладевает изменчивостью организмов, используя ее при искусственном отборе. Некоторые заключения в этом очерке нуждаются в корректировке, например, вывод о том, что отдаленная гибридизация у животных ведет к бесплодию. Этому противоречат наблюдения над гибридизацией, например рыб и ящериц.

Данные о возможностях вегетативного размножения соматических мутаций у растений, упоминаемые И. И. Шмальгаузенем, на современном этапе развития экспериментальной ботаники могут быть дополнены результатами опытов выращивания растений из культуры изолированной клетки растения Р. П. Бутенко и др.

Подчеркивая значение полиплоидии растений для повышения частоты мутаций и увеличения размаха комбинаторной изменчивости, а следовательно и для эволюции растений и их селекции, И. И. Шмальгаузен писал, что «однако у животных полиплоидия не имеет этого значения», считая, что у них «сохранение и размножение полиплоидов возможно лишь в сочетании с партеногенезом». В настоящее время хорошо известны для ряда

групп животных многочисленны случаи повышения жизнестойкости и расширения ареалов именно за счет полиплоидных форм. Это отмечено А. Ванделем (A. Vandel) для мокриц, П. Омодео (P. Omodeo) и Т. С. Перель для дождевых червей, Э. Суомалейненом (E. Suomalainen) для долгоносиков. Четные полиплоиды могут, возвратно скрещиваясь с диплоидами, давать партеногенетические нечетные полиплоиды, которые, в свою очередь, вновь скрещиваясь с диплоидами, могут снова давать четные полиплоиды, способные к амфимиктическому размножению.

Несомненно устарело и высказывание И. И. Шмальгаузена относительно того, что «во всяком случае полиплоидия практически не может иметь никакого значения для животноводства». Работы В. А. Струнникова, получившего интересные для размножения тетраплоидные формы тутового шелкопряда, свидетельствуют об обратном. Полиплоидия, получение новых амфимиктических видов в результате скрещивания партеногенетических полиплоидных форм с диплоидами и т. д. известны и для ящериц, как это, в частности, убедительно показано работами И. С. Даревского. Все эти более новые данные позволяют расширить заключение И. И. Шмальгаузена о значении полиплоидии для эволюции растений и на животный мир.

В своем анализе экспериментального получения мутаций, изменений генотипа И. И. Шмальгаузен, естественно, не касается проблем генной инженерии, во время написания «Современных проблем эволюционной теории», бывшей еще неизвестной. Ценным вкладом автора в разработку теории эволюционного процесса надо считать то внимание, которое им уделено биоценозу, биогеоценозу (в трактовке В. Н. Сукачева) как арене первичных эволюционных преобразований и представлению о популяции как об элементарной эволюирующей системе. В этом представлении взгляды И. И. Шмальгаузена смыкаются с концепциями сторонников биологической концепции вида (Э. Майр и др.).

Со свойственной ему строгой логичностью И. И. Шмальгаузен разбирает количественные аспекты характеристики борьбы за существование. Он выделяет интенсивность элиминации, относительную приспособленность и напряженность соревнования, приводя формализованные уравнения разбираемых величин. Раздел по формам естественного отбора в общем перекликается с соответствующими главами «Путей и закономерностей». Скорость отбора признаков он трактует в духе Р. Фишера, Дж. Холдейна, С. Райта.

Подчеркивая во многих высказываниях, что в качестве объекта естественного отбора надо рассматривать организм как целое, фенотип на всех фазах развития, И. И. Шмальгаузен считает все же необходимым проанализировать отбор по определенным признакам, как неизбежный этап и точный метод исследования отбора. Четкий вывод он делает не только о нарастании концен-

трации положительного варианта, но и об улучшении его качества, об ускорении отбора. И. И. Шмальгаузен пользуется иогансеновским термином «фен», в его время сравнительно редко применявшимся в работах по изучению отбора, в настоящее время широко вводимым А. В. Яблоковым.

Характеризуя популяции и их изменения, И. И. Шмальгаузен отмечает их определенное генетическое равновесие, причем подчеркивает, что при изменении условий существования популяции переходят в другое стационарное состояние за счет мобилизации внутренних резервов изменчивости. Это важное положение показывает значение гетерозиготности элементов популяции, поскольку доминантные и рецессивные гены в разной степени выявляются, и отбор положительных рецессивных мутаций идет скорее, чем доминантных.

Результаты анализа явлений естественного отбора И. И. Шмальгаузен прилагает и к характеристике искусственного, подчеркивая, что именно итоги искусственного отбора были отправной точкой в создании Ч. Дарвином его теории. Автор напоминает, что искусственный отбор всегда протекает на фоне естественного. Очень прозорлив анализ значения гетерозиготности, гетерозиса для жизнеспособности организма; И. И. Шмальгаузен показывает, что полиплоидия и апомиксис способствуют наследственному закреплению гетерозиготности; это находит отражение во многих селекционных работах.

Разбирая формы и скорость эволюции, И. И. Шмальгаузен отмечает, что изменения строения организмов при изменениях неорганической природы осуществляются через изменение отношений между организмами. В этом определенная односторонность концепций И. И. Шмальгаузена, принявшего представление о биогеоценозе, но явно недооценивавшего роль «косных» компонентов. Несомненно, что направления эволюционных изменений, например таких, как развитие относительно непроницаемых покровов у форм, переходных к жизни на суше от водного образа жизни, определяются в первую очередь отношениями с косными компонентами биогеоценоза, а не опосредованно через связи с другими организмами.

Сделанный широкими мазками экскурс в область жизни прошлых геологических эпох и перечень вымерших групп представляет интерес для менее подготовленных читателей. Ряд положений спорен, например, о том, что консервативнее интенсивно истребляемые формы, к которым отнесены, например, фораминиферы, известные и своей массовостью, и защищенностью от врагов. Трудно согласиться также с такими допущениями И. И. Шмальгаузена, как то, что приобретение «хитиновых покровов» насекомых было средством пассивной защиты от врагов, а полет — средством избегания врагов; в последнем случае абсолютно непонятно, почему крылья разви-

ваются только у взрослой стадии. Конечно, относительно непроницаемые покровы насекомых развиваются, в первую очередь, как адаптация к защите от высыхания [Гиляров, 1949, 1970], а полет — как средство расселения, что показано во многих работах, в том числе и автора этих строк [Гиляров, 1945, 1949; Johnson, 1969]. Явно недооценивает И. И. Шмальгаузен и приспособления к жизни «в земле», не видя в таких адаптациях предпосылок к будущим ароморфным изменениям. В «Современных проблемах эволюционной теории» И. И. Шмальгаузен хорошо иллюстрирует радиацию форм в изолированных местообитаниях на примере Байкала, Галапагосских островов и др.

Безупречен вывод автора о том, что максимальный темп эволюции определяется не одним фактором, а оптимальным сочетанием целого ряда факторов. Возникает, правда, вопрос: для чего оптимальность? Не для организма, который в оптимальных условиях сохраняет свои свойства под защитой стабилизирующего отбора. То есть термин «оптимальный» относится к процессу эволюции, применительно к которому он недостаточно адекватен.

Очень интересна мысль И. И. Шмальгаузена о том, что случайные и периодические изменения условий, сталкивая организм всякий раз с новой ситуацией, поддерживают разнообразие и эволюционную пластичность (а можно добавить — и экологическую пластичность) популяции. Заканчивается эта работа характеристикой онтогенетических регуляций; он опирается на принципы кибернетики, одним из пионеров применения которых для понимания процессов развития организмов он был. В частности, эффект так называемых организаторов (по терминологии Шпемана) в детерминации развития частей организма, проблема, над которой в 20-е годы много работали ученики И. И. Шмальгаузена киевского периода его деятельности, охарактеризован в публикуемой работе именно с кибернетических позиций.

И. И. Шмальгаузену принадлежит и термин «стабилизирующий отбор» и характеристика этой формы отбора. Поэтому оправдано включение в книгу статьи, опубликованной ранее на английском языке в Трудах XV Международного зоологического конгресса в 1958 г., которая и названа: «Стабилизирующий отбор».

Статья «К столетию теории естественного отбора Ч. Дарвина» отражает не только мировое значение учения Ч. Дарвина, но и отношение автора к нему, которое он последовательно принял, творчески развивал и неустанно отстаивал. И. И. Шмальгаузен, будучи последовательным диалектиком, в вопросах об эволюционном процессе исходил из представлений единства внешних и внутренних факторов. В понимании и раскрытии этого единства — сила и величие этого нашего выдающегося эволюциониста.

М. С. Гиляров

ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая книга посвящена вопросам направленности и закономерности эволюции и является естественным дополнением к написанной мною ранее книге «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» [1938], хотя вместе с тем она представляет собой вполне законченное целое. Обе работы посвящены рассмотрению двух наиболее крупных и актуальных проблем эволюционной теории, которые находятся в центре внимания и теоретической мысли современных биологов. Обе они направлены против метафизического понимания эволюционного процесса и, в особенности, против попыток использовать эмпирические данные современной эмбриологии (механики развития), генетики, эволюционной морфологии и палеонтологии для борьбы с материалистическим мировоззрением и, в частности, с учением Чарлза Дарвина.

Идеи, развиваемые мною в книге «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии», возникли под влиянием работ академика А. Н. Северцова и явились результатом моих эмбриологических исследований, в особенности по феногенезу, и экспериментальных работ моих учеников. При этом учитывался литературный материал по механике развития (экспериментальной эмбриологии) и современной генетике.

Предлагаемая теперь читателю книга «Пути и закономерности эволюционного процесса» составлена также в согласии с трудом академика А. Н. Северцова «Главные направления эволюционного процесса» и служит итогом моих многолетних работ в области эволюционной морфологии с учетом литературных данных по морфологии и по палеонтологии, главным образом позвоночных животных. Она заострена против распространенных, особенно среди палеонтологов, ортоламаркистских учений и против идеалистических толкований закономерностей эволюции.

В обеих книгах организм рассматривается как целое, развивающееся во взаимосвязи с факторами внешней среды. Однако в книге «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» все внимание фиксируется на самом организме, между тем как в настоящей работе в основном рассматривается вопрос о смене соотношений организма со средой. Поэтому в первой книге разбирались главным образом лишь интегрирующие факторы эволюции, корреляции между частями организма и взаимное приспособление органов (коадаптация). В этой же

книге гораздо более полному разбору подвергаются факторы эволюции, анализируется значение форм взаимосвязи органов между собой и с факторами внешней среды (координация и адаптация).

Проблемы приспособлений в полном объеме в этой книге не ставится. Поэтому в ней нет классификации приспособлений и ряда других связанных с этим вопросов. Рассматривается только смена форм приспособительной эволюции всего организма *в целом* (адаптациоморфоз) в связи с изменением соотношений между организмом и средой, выражающимся в различных формах борьбы за существование и естественного отбора. Устанавливается известная типичная последовательность в смене фаз эволюционного процесса и дается дарвинистическое ее истолкование в противовес механистическим представлениям о цикличности эволюции и идеалистическим представлениям об ограниченности ее творческих сил в отдельных филогенетических ветвях.

Во второе издание книги «Пути и закономерности эволюционного процесса» внесены значительные уточнения и дополнения по ряду вопросов, касающихся адаптации, и, в особенности, по основным проблемам, связанным с закономерностями эволюционного процесса: направленные процессы, устойчивость органических форм в процессе эволюции, проблема вымирания, формы борьбы за существование, формы естественного отбора и др.

Москва, 1947 г.

И. Шмальгаузен

Глава I

ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

Введение

1. Изменчивость (мутации и модификации)

Изменчивость и наследственность являются основными предпосылками эволюционного процесса. Оба эти противоположные свойства неотделимы друг от друга и входят в обязательную характеристику как растительного, так и животного организмов. Значение их взаимодействия в процессе эволюции прекрасно охарактеризовано Ф. Энгельсом¹.

«Можно рассматривать наследственность как положительную, сохраняющую сторону, а приспособление — как отрицательную сторону, постоянно разрушающую унаследованные признаки; но с таким же правом можно рассматривать приспособление как творческую, активную, положительную деятельность, а наследственность — как оказывающую сопротивление, пассивную, отрицательную деятельность».

Оба свойства настолько связаны друг с другом, что вся наука о наследственности — генетика — построена на изучении изменчивости, так как без изменений организма мы не могли бы проследить путь и установить закономерности передачи этих изменений по наследству. Наследственность означает известную стойкость или постоянство повторения одних и тех же структур и реакций в ряду поколений. Это постоянство повторения зависит как от относительной стойкости самого организма и его половых клеток, так и от того, что нормально для развивающегося организма на каждой его стадии, в каждом поколении повторяются в общем те же самые внешние условия. Сходство строения детей и родителей зависит как от «наследственного» сходства строительного материала, т. е. их половых клеток, так и от того, что этот материал формируется и развивается в подобных же условиях. С другой стороны, любое отклонение в строении и функциях особи может зависеть как от отклонений в свойствах половых клеток («мутации»), так и от отклонений в условиях развития, отличающихся от обычных («модификации»). На конкретном материале без специального исследования невозможно решить вопрос об источниках таких изменений. Мы не ставим своей задачей рассмотрение закономерностей передачи наследственных свойств. Мы лишь отмечаем, что под явлением наследственности

¹ Ф. Энгельс. Диалектика природы.— К. Маркс, Ф. Энгельс. Соч. 2-е изд., т. 20, с. 526.

мы понимаем известную стойкость структур и реакций организма, которые повторяются в нисходящем ряду поколений с тем большей точностью, чем более сходны условия среды, в которых развиваются представители этого ряда поколений.

Эти структуры и реакции, т. е. строение и функции любого организма, есть результат длительного исторического развития всего комплекса близко родственных и скрещивающихся между собой особей, образующих вместе определенный вид организмов. Их видовая стойкость, т. е. относительное постоянство форм, является также результатом их исторического развития в определенной среде. Первичные организмы должны были отличаться неустойчивостью форм, а в связи с этим и неустойчивостью реакций. Лишь в процессе исторического развития организм получал все более точное оформление, а следовательно, вырабатывал и свою особую специфику реакций.

Индивидуальные различия особей, входящих в состав определенного вида, могут иметь разное значение. Экспериментальные исследования показывают, что в генетически однородном потомстве одной и той же пары особей могут возникнуть разные изменения. С одной стороны, определенное изменение условий развития приводит к образованию совершенно определенных уклонений. Это — модификации, или ненаследственные изменения. И, с другой стороны, иногда (гораздо реже) по неизвестным причинам происходят изменения, которые сразу оказываются наследственными, — мутации.

Вопрос об источниках мутаций еще не разрешен, но не может быть сомнений в том, что и в этом случае изменение вызвано не учтенным нами действием факторов внешней среды. Однако, в отличие от модификационных изменений, здесь перед нами изменения, характера которых пока предвидеть нельзя. Они являются «неопределенными» реакциями на изменения среды, что в свое время отметил Дарвин.

И те и другие изменения имеют известное значение в эволюции организмов, хотя об этом распространены не совсем правильные представления. Экспериментальные данные привели к выводу, что *мутации* представляют собой *новое* изменение организма, которое сразу оказывается в полной мере наследственным и может иметь значение положительного приобретения или (чаще) известного дефекта. С другой стороны, *модификация* является лишь реакцией, обусловленной унаследованной, т. е. *старой*, структурой организма. Новое приобретение организма создается в процессе эволюции.

Эти выводы являются по сути правильными, но вместе с тем их нельзя безоговорочно распространить на естественный, природный материал. Наблюдаемые нами в природе отдельные наследственно уклоняющиеся особи — мутанты — в подавляющем большинстве случаев вовсе не являются выражениями новых му-

таций. Обычно это — унаследованный результат очень давних мутаций, которые подверглись уже длительной и глубокой исторической переработке (перекомбинирование мутаций и отбор наиболее благоприятных комбинаций). По большей части это — рецессивные изменения, которые в скрытом виде передаются из поколения в поколение, пока случайно благоприятное скрещивание не обнаружит их на данной особи в гомозиготном состоянии. Такое выявление очень старой мутации мы обычно принимаем за возникновение новой и даем ей соответственно оценку положительной или, в худшем случае, безразличной мутации. Между тем действительно новые мутации являются, несомненно, всегда более или менее вредными нарушениями строения. Раньше полагали, что выражение мутации остается постоянным от первого ее возникновения и до следующей мутации того же гена. В действительности ее выражение непрерывно меняется в зависимости от постоянного накопления других мутаций (а также и в зависимости от изменений в факторах внешней среды). Таким образом, кроме редких в природе случаев возникновения новых мутаций, обычно наблюдаемые нами мутанты представляют результат более или менее длительного процесса преобразования старых мутаций. С другой стороны, модификации вовсе не являются всегда только выражением старых, уже установившихся норм реакций. Возможны и совершенно новые модификации. Однако эти последние всегда связаны и с новыми наследственными изменениями, т. е. с мутациями. Таким образом, каждое ненаследственное новоприобретение оказывается связанным с наследственным новоприобретением, и, следовательно, *все ненаследственное в самом своем возникновении связано с наследственным*. Мы знаем, что и в процессе развития любого организма ненаследственное неотделимо от наследственного. Каждый организм представляет собой результат развития, т. е. результат последовательного новообразования структур и функций на базе наследственного материала, при участии факторов внешней среды, вызывающих в этом материале закономерную последовательность реакций. Любой организм, любая его часть и любой признак представляют результат развития, в котором одинаково принимают участие и наследственный материал, и внешняя среда, и в котором поэтому нельзя отделить наследственное от ненаследственного. В процессе индивидуального развития наследственное и ненаследственное представляют одно неразрывное целое.

Для того чтобы оценить значение наследственных изменений в процессе эволюции — мутаций и ненаследственных изменений — модификаций, нам надлежит, прежде всего, рассмотреть основной вопрос об источниках новых для организма изменений, которые могли бы быть базой для эволюции, т. е. для относительно прочной (наследственной) перестройки организма.

Модификации представляют собой реакции организма на известные факторы среды, обусловленные его наследственным строением. Каждая конкретная модификация, будучи *новой для особи*, не является новой для вида, если она определяется его обычным генотипом. Модификация, являющаяся закономерной реакцией любой особи данного вида (подвида, расы) и неизменно наблюдаемая при определенных условиях среды, есть *всегда* результат исторического развития организма и определяется его наследственной структурой (генотипом). Модификации, являющиеся реакциями на обычные изменения среды, часто поражают своей целесообразностью (они «адаптивны»). Так, например, некоторые насекомые, рыбы и амфибии при развитии на темном фоне дают более темные модификации, а на светлом — более светлые (полосатая модификация огненной саламандры и др.). Эти модификации имеют значение приспособительных изменений окраски тела, охраняющих животное от хищников. Если мы вызываем модификацию необычными факторами (солями лития, рентгеном), то она оказывается неблагоприятной и имеет характер известного нарушения строения. Примером может служить действие солей лития на развитие личинки морского ежа, при котором совершенно нарушаются расположение и структура скелетных игл, а также и так называемых рук этой личинки. При более длительном действии тех же солей происходит экзогастрюляция, и все развитие резко нарушается. Это показывает, что формы реагирования развивались исторически в некоторой конкретной, хотя и колеблющейся среде, в которой не было ни солей лития, ни рентгеновской радиации.

Если при обычных температурах или других изменениях среды у отдельных особей обнаруживается необычная *модификация*, которую можно обозначить как *новую* (не характерную для вида и, быть может, появляющуюся впервые при данных условиях), то это необычное реагирование есть результат изменения внутренней структуры организма, т. е. результат *мутации*. Так, например, описанная Харнли [Harnly et al., 1936] мутация дрозофилы «реппант» при комнатной температуре, развивается почти как нормальная муха, однако при повышении температуры до 30° ее крылья постепенно уменьшаются в размерах. Новая мутация выражается, следовательно, преимущественно, в новой модификации. Таким образом, всякое новое изменение покоится на наследственном изменении организма, т. е. представляет собой мутацию. Историческое изменение организма в процессе эволюции является всегда относительно прочным наследственным изменением его строения и его реакций, а следовательно может покоиться только на мутациях. С новой мутацией закономерно связаны и новые модификации, так как новый генотип при взаимодействии с факторами внешней среды дает и новые реакции.

Отдельные мутации возможны в различных направлениях.

Мутации представляют собой нарушения «нормального» строения организма, обусловленные нарушениями нормального процесса его развития. Такие нарушения чаще всего проявляются в виде недоразвития [Шмальгаузен, 1938а]. Крупные мутации имеют характер уродств, мелкие мутации могут быть связаны с незначительными дефектами строения. В отдельных мутациях нет ничего целесообразного, и при «нормальных» условиях среды они почти всегда неблагоприятны для организма.

Нередко указывают, что отдельные мутации обладают иногда и повышенной жизнеспособностью. Это относится, однако, к условиям лабораторной культуры, и, кроме того, обычно учитываются не все элементы жизнеспособности даже и в этих ограниченных условиях. Так, например, мутация «eversae» у *Drosophila funebris* дает повышение числа вылупляющихся особей по сравнению с дикой формой на 2% у самок и на 4% у самцов [Timofeeff-Ressovsky, 1934]. Эта мутация обладает уродливыми крыльями, и, следовательно, должна быть обозначена как совершенно нежизнеспособная форма в обычных условиях существования. Гонзалес [Gonsalez, 1930] установил, что мутация «speck» у *Drosophila melanogaster* связана с увеличенной средней продолжительностью жизни самцов. С другой стороны, у самок продолжительность жизни несколько уменьшена, а, кроме того, плодовитость этой мутации оказалась сниженной почти в два с половиной раза. Учесть вредность малых мутаций, конечно, труднее, и мы вправе допустить, что очень малые мутации нередко почти безвредны и могут свободно накапливаться в популяции. Лишь в более сложных комбинациях мелких мутаций (вызываемых генами-модификаторами) могут возникнуть положительные изменения строения (см. гл. I) Однако при изменении прежней среды в некоторых случаях могут приобрести положительное значение и такие комбинации или даже отдельные мутации, которые раньше были индифферентными или вредными (экспериментально это было показано Тимофеевым-Ресовским [Timofeeff-Ressovsky, 1934]. Установление новых комбинаций вообще, а в частности благоприятных комбинаций, возможно лишь в процессе постоянного скрещивания (и в этом основное значение полового размножения), дополняемого непрерывным действием естественного отбора, связанного с элиминацией, систематически отбрасывающей все неблагоприятные комбинации. Если мы рассматриваем отдельные мутации как нарушения строения организма, вызываемые нарушением процессов индивидуального развития, то мы должны и новые модификации считать нарушениями нормальных реакций организма. Если эти реакции в силу своего исторического прошлого были в определенной среде целесообразными (адаптивными), то теперь они теряют свою адаптивность и становятся неблагоприятными.

Нельзя приписывать модификационной изменчивости как таковой специфику адаптивности и противопоставлять ее в этом мутационной изменчивости. Как адаптивность строения организма, так и адаптивность его различных реакций на различные факторы среды (т. е. адаптивность его модификаций) есть результат исторического развития организма со всеми его «нормами» реакций. Адаптивные модификации организма — всегда результат длительного процесса исторического развития. Диапазон модификационной изменчивости зависит, с одной стороны, от лабильности структур (точнее — процессов развития) самого организма и, с другой — от разнообразия той среды, в которой исторически развивался этот организм. Наиболее изменчивы организмы с глубоко зависящим от факторов среды типом индивидуального развития (многие растения, особенно амфибиотические), живущие в разнообразных условиях. Наиболее устойчивы в своем фенотипическом выражении организмы с более автономным развитием (высшие позвоночные), живущие в более постоянных условиях среды (притом иногда создающие себе эти более постоянные условия среды через приспособительное поведение, как в особенности птицы и млекопитающие).

Эволюция может строиться лишь на благоприятных для организма изменениях, т. е. на сложных комбинациях малых мутаций. Отдельные мутации вообще неблагоприятны, и их простое суммирование не может лежать в основе прогрессивной эволюции [Шмальгаузен, 1938а]. Благоприятные изменения могут создаваться лишь постепенно при скрещиваниях, сопровождаемых постоянным естественным отбором более удачных комбинаций. Адаптивные модификации, т. е. благоприятные формы реагирования на различные условия среды, могут создаваться лишь в том же процессе естественного отбора. Вопрос об историческом возникновении наследственных изменений и о возникновении способности к определенным ненаследственным изменениям представляет собой единую проблему. Вместе с тем процесс возникновения в истории одного организма способности ко многим благоприятным реакциям на разные условия среды является неизмеримо более сложным, чем процесс возникновения способности к одной реакции у организма, живущего в одной определенной и достаточно постоянной среде. Поэтому мы лишь редко видим в истории организмов возникновение новых прогрессивных форм, получающих действительно широкое распространение (благодаря своей способности широкой адаптации к разным условиям). Обычный путь эволюции это — специализация, т. е. путь приспособления организма к ограниченным условиям существования (со сравнительно простой системой реакций).

Таким образом, мы должны вновь подчеркнуть, что эволюция может строиться только на мутационной изменчивости. Все новые для организма «ненаследственные» модификации, т. е. но-

вые формы реагирования в самом своем возникновении связаны с новыми «наследственными» изменениями, т. е. с мутациями, и без них немыслимы. Вопрос о происхождении модификационной изменчивости может ставиться лишь как вопрос о преобразованиях в процессе эволюции различных форм реагирования организма. Эти преобразования осуществляются на тех же основаниях, как и все исторические изменения в строении организма. Каждая мутация связана с конкретными формами реакций, с различным ее выражением при разных условиях среды. В процессе отбора происходит непрерывное комбинирование отдельных мутаций, связанное с постоянной переработкой форм их реагирования. Вместе с перестройкой всего организма в процессе эволюции создаются и различные более или менее «целесообразные» формы его реагирования на различные изменения внешней среды, т. е. способность к различным «адаптивным» модификациям. Материалом для эволюции являются, следовательно, только мутации.

Специфика мутирования определяется исторически сложившейся организацией данного вида, его наследственной основой. Одни организмы оказываются весьма стойкими и дают очень мало мутаций, другие, наоборот, мутируют весьма интенсивно. Само собой разумеется, что это имеет огромное значение для эволюции этих форм. Формы с более значительной индивидуальной изменчивостью оказываются и в процессе эволюции более пластичными, они гораздо быстрее реагируют на изменение среды. Математическая обработка этого вопроса Фишером показала, что эффективность отбора (и, следовательно, скорость эволюции, основанной на отборе) пропорциональна «вариансе», т. е. квадрату среднего квадратического отклонения (σ^2).

Подчеркивая значение мутации, мы здесь безоговорочно принимаем, что движущим фактором эволюции является естественный отбор, основанный на борьбе за существование. Ввиду того что по вопросу о значении естественного отбора в буржуазных странах высказывается очень много сомнений, нам надлежит попутно коснуться сущности этой критики.

2. Борьба за существование

Под названием борьбы за существование Ч. Дарвин ввел в биологию сборное понятие, объединяющее различные формы соотношений организма со средой, которые ведут к естественному отбору организмов для размножения, т. е. к переживанию и оставлению потомства наиболее приспособленными особями. Дарвин сам отметил, что это понятие вводится в весьма расширенном, «метафорическом» понимании. Термином «борьбы» Дарвин, однако, правильно подчеркнул известную активность организма в его соотношениях со средой.

Если растение, в конце концов, и гибнет вследствие сильной

засухи, то эта гибель все же не есть пассивное засыхание неорганического тела, а результат действительной борьбы организма за все ресурсы влаги, до конца извлекаемые им из окружающей почвы. Организм нередко переживает длительную засуху в анабиотическом состоянии, не теряя известного минимума воды, несмотря на абсолютную сухость внешней среды. И все же не совсем правильными кажутся нам выражения: «растение борется в солончаковой степи с солью», «птица борется зимой с морозом» или «анаэробные бактерии борются с кислородом». Здесь отмечается собственно лишь значительная смертность организмов, недостаточно приспособленных к известным сторонам внешней среды. В других случаях «борьбы за существование» отмечается конкуренция разных организмов, в том числе и даже в особенности, разных особей одного вида, за средства к жизни. В этом случае активность организма имеет еще большее значение. При недостаточности, например, пищевого материала в окружающей среде, ограниченное его потребление (голодание) приводит к ослаблению организма и в связи с этим к значительной смертности менее приспособленных (хуже добывающих себе пищу или хуже ее использующих) особей и к понижению их размножению. Наконец, борьбой за существование называют и различные формы борьбы с врагами: пассивную или активную защиту организмов против хищников или паразитов. Если пассивная защита под прикрытием покровительственной окраски панциря, колючек или инстинкта, скрывающего животное в мало доступных местах, не заключает в себе существенных элементов борьбы, то защита путем бегства или сопротивления представляет в самом деле единственную форму борьбы за существование, полностью выражаемую данным термином. Во всех этих случаях результатом «борьбы за существование» явится избирательный характер смертности, т. е. преобладающая гибель особей, менее защищенных, менее вооруженных в этой борьбе, а тем самым переживание и оставление потомства более «приспособленными» особями данного вида организмов.

В выражении «борьба за существование», с одной стороны, быть может, чрезмерно выдвинуто понятие борьбы, но, с другой стороны, недостаточно подчеркнуты элементы соревнования или конкуренции, характерные для всех форм борьбы, что в свое время отметил Э. Геккель. Борьба отдельной особи не имеет в процессе эволюции никакого значения. Только в том случае, когда известное число неодинаковых особей подвергается одной и той же опасности (все равно — абиотической или биотической), одним и тем же ограничениям в своем существовании или в своем размножении, возможен естественный отбор некоторых особей, избегнувших этих опасностей или преодолевших эти ограничения. Здесь всегда имеются элементы соревнования за сохранение жизни, за размножение между особями одного вида в их

борьбе с врагами и паразитами, с жесткими условиями климата, с голодом и болезнями.

В борьбе с внешней, вначале неорганизованной средой первичные организмы сразу же вступили в известное соревнование между собой. В первичной конкуренции довольно рано наступила также дифференциация на более активные и менее активные элементы, и это определило в дальнейшем обособление хищника и жертвы. Эта дифференциация привела к первому глубокому разделению всего живого на мир животных и мир растений. В дальнейшем подобная же дифференциация совершалась последовательно в каждой крупной ветви животного мира. Столкновение между хищником и жертвой становится важной движущей силой эволюции. В этом столкновении хищники конкурируют между собой в наиболее действительных средствах нападения, а жертвы — в средствах защиты. Обе стороны поднимаются в результате этой борьбы на высшую ступень своей организации. Борьба за существование приобретает все более активные формы.

Формы борьбы за существование, следовательно, весьма различны. Они могут изменяться на различных этапах эволюции и могут разнообразнейшим образом комбинироваться. Как правило, каждый организм в своих сложнейших, и притом меняющихся, взаимоотношениях с внешней для него мертвой и живой природой находится непрерывно в состоянии борьбы за жизнь, и формы этой борьбы бесконечно разнообразны. Дарвин прекрасно сознавал сборный характер своего понятия борьбы за существование, но он справедливо указывал на трудности проведения определенных границ между различными формами борьбы, в своей конкретной сложности незаметно переходящих друг в друга. Многие авторы, и прежде всего Ф. Энгельс, указывали на необходимость расчленения этого понятия. Такого рода попытки и были сделаны. Наиболее известна классификация Ллойда Моргана, несколько переработанная Л. Плате. Эти авторы различают: 1) конституциональную борьбу с климатическими факторами и болезнями, 2) межвидовую борьбу с организованными врагами (в том числе особенно с хищниками, паразитами, бактериями) и 3) внутривидовую борьбу и конкуренцию за пищу, пространство и размножение.

Внутри этих групп проводилось и дальнейшее расчленение, так, например, межвидовая борьба может проявляться в виде простой конкуренции за пищу, за место обитания (например, между различными травоядными в одной и той же степи). Внутривидовая борьба, выражающаяся обычно в пассивном соревновании или в активной конкуренции, может иногда перейти в прямую борьбу (особенно, например, между разными возрастными группами: поедание собственной молодежи у рыб, у тритонов и т. п.).

Дарвин первоначально обосновал неизбежность борьбы за существование геометрической прогрессией размножения, ведущей к тому, что средств к жизни не хватает на всех. Уже из приведенного обзора форм борьбы достаточно ясно видно, что значение этого фактора было весьма преувеличено. Наиболее важные формы борьбы за существование оказываются независимыми от перенаселения. Острота конституциональной борьбы не находится ни в какой связи с численностью особей данного вида. Острота борьбы с биотическими факторами находится даже в обратном соотношении с численностью особей данного вида (чем больше число особей данного вида, тем менее остра борьба между ними при данном числе хищников). Только косвенная борьба в форме активной конкуренции обостряется прямо пропорционально числу конкурирующих особей и, следовательно, непосредственно определяется прогрессией размножения. Однако как раз этой форме борьбы мы и не можем придавать значения основного фактора в прогрессивной эволюции, как это будет видно из дальнейшего изложения. Реальность различных форм борьбы за существование и огромное значение этой борьбы в естественной обстановке не подвергаются сомнению, и мы поэтому не разбираем этого вопроса более детально. Те или иные формы борьбы за существование могут быть охарактеризованы с двух сторон: как формы соревнования отдельных особей в средствах защиты своей жизни и жизни своего потомства и как типы элиминации, т. е. уничтожения отдельных особей, их гибели в борьбе за существование или устранения от размножения.

Хотя различные формы борьбы за существование связаны взаимопереходами, переплетаются и взаимодействуют между собой, следует все же обратить внимание на то, что существует принципиальное различие между влиянием абиотических внешних факторов и межвидовой борьбы, с одной стороны, и значением внутривидовой борьбы — с другой. Как физические, так и биотические факторы «межвидового» порядка действуют на особей данного вида как внешние факторы — они истребляют отдельных особей или, по меньшей мере, угнетают их развитие и размножение. В результате при меняющихся условиях существования происходит перераспределение особей этого вида, вытесняемого в одних биоценозах, биотопах или на целых территориях, где они не выдерживают всей этой борьбы и сохраняющиеся или даже распространяющиеся в других биоценозах, биотопах или на других территориях, где действие истребляющих факторов оказывается менее интенсивным. Внешние по отношению к виду факторы ограничивают возможности его размножения и расселения известными пределами и определяют, таким образом, состав биоценозов и исторические изменения этого состава, а также и целых фаун в связи с изменениями в условиях их существования. Эта ограниченная роль внешних факторов

выступает совершенно ясно, если мы имеем перед собой популяцию генетически однородных особей.

Однако при наличии известной разнородности в составе вида, т. е. индивидуальных различий между отдельными особями по их отношению к указанным внешним факторам, мы сталкиваемся с другим явлением — гибель особей данного вида приобретает избирательный характер, т. е. особи, гибнущие в борьбе за существование, в среднем отличаются по своим свойствам от тех, которые выживают и оставляют потомство. Здесь проявляется действие нового фактора, который определяется неоднородностью особей в пределах вида. Эта неоднородность приводит к тому, что неблагоприятные внешние влияния по-разному сказываются на отдельных особях. В борьбе за существование оказываются пережившие и оставившие потомство — «победители» и погибшие или оставшиеся бесплодными — «побежденные» особи данного вида. Иными словами, в борьбе за жизнь проявляется известное соревнование между особями одного вида.

В борьбе с физическими факторами это выражается как соревнование особей в общей выносливости, в устойчивости против холода, сухости, жара и других неблагоприятных влияний. Элиминироваться будут особи менее стойкие или менее защищенные от этих влияний какими-либо специальными средствами. В борьбе с хищниками проявляется соревнование особей в средствах защиты от этих хищников. В этом соревновании побеждают и оставляют потомство, т. е. отбираются особи, более защищенные или активными или пассивными средствами защиты — вооружением, панцирями, органами чувств, защитными инстинктами, скрывающей окраской и скрытным поведением. Во всех этих случаях проявляются различные формы «пассивного» соревнования особей внутри вида. В известном примере с лисицами и зайцами прямая межвидовая борьба между лисицами и зайцами ведет непосредственно лишь к истреблению зайцев. Однако она является источником внутривидовой конкуренции лисиц в искусстве ловить зайцев и внутривидового соревнования зайцев в средствах защиты от лисиц. Конечно, ни лисицы не «вредят» друг другу при ловле зайцев, ни зайцы не мешают друг другу спасаться от лисиц. Наоборот, они могут и помогать друг другу. И все же в указанном смысле они друг с другом соревнуются. Сам термин «борьба» здесь, конечно, не совсем удачен, и, если бы его заменить выражением «соревнования», дарвиновская концепция, вероятно, не вызывала бы никаких споров. Именно это внутривидовое соревнование особей, отличающихся по своим индивидуальным особенностям (например, различия отдельных зайцев в искусстве скрывать свои следы и убегать от лисиц), ведет к переживанию наиболее приспособленного и является, следовательно, основой теории естественного отбора.

Однако внутри вида возникают и явления «активного» сорев-

нования или типичной конкуренции во всех тех случаях, когда проявляется ограниченность каких-либо жизненных средств. И соревнование лисиц в ловле зайцев имеет активный характер конкуренции. При формальном подходе, между межвидовой и внутривидовой конкуренцией как будто нет принципиальной разницы в тех случаях, когда эта конкуренция проявляется на тех же жизненных средствах, например при одинаковом питании. В этом случае, казалось бы, внутривидовая конкуренция должна отличаться лишь большей остротой. Однако есть и качественное различие, и притом в пользу внутривидовой конкуренции. В межвидовой конкуренции один вид вытесняет другой и может не только вытеснить всех его представителей на данной территории, но может привести к полному его вымиранию. Во внутривидовой конкуренции этого не может быть. Хотя и здесь одни особи вытесняют или подавляют развитие других, однако если имеются побежденные, то всегда имеются и победившие представители того же вида, которые не только с успехом поддерживают существование вида как целого, но и ведут его к дальнейшему совершенствованию.

Физические и биотические факторы внешней среды и, в частности, межвидовая борьба являются внешними факторами по отношению к определенному виду. Эти внешние факторы оказываются источником избирательной элиминации особей лишь при наличии индивидуальных различий между последними. Только в этом случае возникают внутривидовые противоречия, лежащие в основе естественного отбора. Внешние факторы и межвидовая борьба определяют эволюцию вида, следовательно, лишь через посредство возникающих в нем внутривидовых соотношений.

Соревнование особей между собой в средствах защиты от неблагоприятных физических влияний (климатические факторы, свойства почвы, минеральные вещества, течение, прибой и тому подобное), а также от истребления хищниками и паразитами, имеет пассивный характер, так как в этой борьбе за жизнь интересы отдельных особей не сталкиваются между собой. Соревнование же особей в средствах добывания пищевого материала может при известной плотности населения и недостатках питания привести к весьма активным формам конкуренции. Наибольшей остроты может достигнуть внутривидовая конкуренция. Однако она лишь редко приводит отдельных особей прямо к гибели от истощения. Обычно ослабленные особи падают жертвами неблагоприятных физических влияний, болезней, паразитов и хищников, т. е. внутривидовая конкуренция завершается действием внешних истребляющих факторов.

Из приведенного видно, насколько сложно переплетаются различные формы борьбы за существование. Решающее значение в процессе эволюции имеют, однако, всегда внутривидовые противоречия, определяемые неоднородностью особей, составля-

ющих данную популяцию, или неоднородностью популяций, составляющих данный вид организмов. Внешние факторы преломляются и оказывают свое влияние на эволюцию только через внутривидовую «борьбу» или соревнование, лежащее в основе избирательной элиминации и естественного отбора.

Борьба за существование ведет к гибели (элиминации) или, по крайней мере, к ослаблению многих особей, к полному или частичному устранению многих особей данного вида от размножения и, следовательно, к преимущественному размножению одних особей перед другими. Этот процесс и был назван Ч. Дарвином естественным отбором, в предположении, что гибель и устранение от размножения являются в массе не случайными, а избирательными, т. е. что гибнут преимущественно более слабые и менее в данных условиях приспособленные особи, а переживают главным образом более сильные, более вооруженные, более ловкие, более стойкие и защищенные, лучше скрывающиеся и вообще более приспособленные к данным условиям среды. Естественный отбор есть выражение избирательного переживания и избирательного размножения неравноценных особей данного вида.

Большое значение борьбы за существование в естественной природе совершенно бесспорно. Однако существование избирательного переживания или избирательной смертности устанавливается не без труда. Гибель отдельной особи является обычно делом случая. Вывод Дарвина о значении естественного отбора как фактора эволюции, хотя и является лишь логическим заключением, фактически оказался совершенно правильным. Однако многие авторы до настоящего времени отвергают теорию естественного отбора, полагая, что существование дифференциальной смертности до сих пор ничем не доказано.

3. Естественный отбор

Известный эволюционист С. Чулок [Tschulok, 1922] охарактеризовал теорию естественного отбора как «логическое уродство» (ein «logisches Monstrum»), так как в нем заключение предшествует предпосылке. Эта характеристика была с большим жаром подхвачена всеми антидарвинистами. Она совершенно неправильна. Хотя несомненные факты исторического преобразования форм здесь объясняются лишь при помощи известной гипотезы, сама эта гипотеза представляет собой логическое заключение, сделанное на основании вполне правильных предпосылок. Если мы до сих пор недостаточно знакомы с источниками естественной мутационной изменчивости и недостаточно конкретно представляем себе происхождение механизма наследственности, все же самое возникновение новых наследственных изменений в отдельных особях известного вида, и притом не только в лаборатории, но и в природе, представляет собой точно установ-

ленный факт, с которым мы не можем не считаться. Таким же точно установленным фактом является и наличие борьбы всех организмов за свое существование (и именно в широком дарвиновском понимании, включающем не только «пассивные» формы борьбы, но даже и взаимопомощь разных организмов, резко изменяющую характер этой борьбы). Остается лишь доказать правильность сделанного заключения, т. е. показать существование естественного отбора или избирательной смертности и размножения.

Различают обыкновенно прямые доказательства существования естественного отбора, т. е. доказательства, основанные на прямых наблюдениях или на экспериментальных данных, и косвенные доказательства как результат умозаключения, вытекающего из наблюдений над некоторыми закономерностями соотношений между определенными организмами и окружающей средой.

Что касается косвенных доказательств существования естественного отбора, то все они, конечно, сохраняют полностью свою силу. Несмотря на все старания антидарвинистов, до сих пор не удалось найти иного объяснения явлений покровительственных окраски, рисунка и формы животных, явлений предостерегающей окраски и мимикрии, развития пассивных средств защиты, строения планктонных организмов, особенностей населения водных потоков, редукции крыльев у насекомых океанических островов и других подобных фактов. Поэтому вся острота критики направлена на снижение, а иногда и на отрицание распространенности и значения этих явлений в жизни животных и в процессе эволюции, а не на объяснение наблюдаемых фактов.

Нам нет надобности разбирать здесь эти вопросы, поскольку они уже неоднократно подвергались весьма обстоятельному разбору (особенно у А. Вейсмана) и дополнялись многочисленными экспериментальными исследованиями (см. работу Е. Паультона и сводку Г. Карпентера и Э. Форда о мимикрии).

Переходя к прямым доказательствам существования естественного отбора, мы, прежде всего, укажем на случаи бессознательного вмешательства человека в природу, приведшие к отбору, который, строго говоря, стоит на грани между искусственным отбором и естественным. Во всяком случае, он протекал в природе, не был произведен человеком с какой-либо целью и по сути ничем не отличался от естественного отбора.

В этой связи отметим наблюдения Веттштейна, сделанные им на альпийских лугах. На тех лугах, которые никогда не скашивались, некоторые виды горечавки (*Gentiana*) и погремка (*Alectorolophus*) цветут и плодоносят в течение всего лета — с весны и до осени. На тех же лугах, на которых ранее производился покос, эти виды разбились на две формы: весеннюю, которая цветет и плодоносит до покоса, и летнюю, которая развива-

ется после покоса. Таким образом появился сезонный диморфизм.

По данным Н. В. Цингера [1928], первоначальный широко распространенный дикий вид погремка *Alectorolophus major* ssp. *montanus* обладает высоким ветвящимся стеблем и цветет в конце лета (август) на опушках лесов, полянах, горных склонах и не тронутых человеком лугах. В старину, при практиковавшихся поздних покосах лугов, из него образовалась путем отбора рано зацветающих и плодоносивших особей летняя форма *Al. m. aestivalis*, более низкорослая, менее ветвящаяся и обладающая более крупными цветами и семенами. Она цветет в начале июля. При более ранних покосах отобраны более рано цветущие формы и при переходе на два покоса в год летний подвид разбился на две новые формы: весеннюю — *Al. m. vernalis*, цветущую в мае и созревающую ко времени покоса, и осеннюю — *Al. m. polycladus*, цветущую в конце июля. Последняя возникла путем задержки прорастания и роста главного стебля. Поэтому первые междоузлия очень короткие, стебель сильно ветвится. Ко времени покоса общий рост достигает лишь 3 см и это позволяет растению сохраниться нескошенным.

В посевах озимой ржи тот же вид лугового погремка превратился в сорняк *Al. m. apterus*, цветущий в конце июня. Вес семян еще выше, чем у весенней формы. Этот вид отличается нераскрывающимися коробочками, из которых семена высыпаются только при обмолачивании, что гарантирует их сбор человеком. Кроме того, семена лишены крылышка и потому не отвеиваются, а остаются вместе с семенами ржи. Гибель высыпавшихся преждевременно семян и отвеивание семян с более развитыми крылышками привели к этим изменениям против воли человека. Таким же образом произошли и многие другие сорняки сельскохозяйственных культур.

Особенно интересные исследования Н. В. Цингера [1909] над растениями, обычно засоряющими посевы льна и неизвестными вне этих посевов. Льняной рыжик (*Camelina linicola*) близок и, очевидно, произошел от культурного ярового рыжика (*C. glabrata*), отличаясь от него, прежде всего, своими крупными семенами, которые по весу приближаются к семенам льна. То же самое касается и льняной гречихи (*Polygonum linicola*, происходящей от дикой *P. lapathifolium*), льняной торицы (*Spergula linicola*, происходящей от обыкновенной *Sp. vulgaris*), льняного плевела (*Lolium remotum*, происходящего от обычного сорняка яровых посевов — *L. temulentum*). Здесь при просеивании семян льна всегда оставались самые тяжелые семена этих сорняков, наиболее приближающиеся по своему весу к семенам льна.

Несмотря на эти интересные наблюдения, все же нельзя не согласиться с голосами критиков, что прямых доказательств существования естественного отбора пока еще собрано довольно

мало и особенно это касается животных объектов. Наиболее доказательны известные наблюдения Чеснолы [Cesnola, 1904] и Беляева [Beljaeff, 1927] над истреблением богомолы птицами, работа Крамптона (Crampton, 1905) по изучению смертности шелкопрядов-сатурний на стадии куколки, наблюдения Томпсона, Белля и Пирсона [Thompson et al., 1911] над осенней и весенней популяциями обыкновенной осы, в результате которых установлены ее изменения вследствие избирательного отмирания во время зимовки. Отбор привел к значительному уменьшению изменчивости всей популяции. Аналогичные наблюдения были сделаны Тимофеевым-Ресовским над популяцией божьей коровки *Adalia bipunctata* и Дубовским над сезонным изменением состава популяции клопа-солдатика *Pyrrhocoris apterus*. Интересны также данные обоих Фордов [Ford H. D., Ford E. B., 1930] по сдвигам в изменчивости бабочки *Melitaea aurinia* в периодах массового размножения и следовавших за ними периодах депрессии.

Еще более доказательны такие опыты над растительными объектами, как например, работы А. А. Сапегина [1922] над естественным изменением состава искусственной популяции пшеницы или наблюдения В. Н. Сукачева [1927] над избирательной гибелью различных естественных линий обыкновенного одуванчика, выращиваемых в различных условиях посадки. Достаточно убедительными являются и наблюдения Гаррисона [Harrison, 1920] над избирательным истреблением птицами и летучими мышами бабочек *Orogabia autumnata* (что устанавливалось путем статистического изучения брошенных крыльев), приведшим к решительному преобладанию темной ее разновидности в сосновом лесу и светлой — в березовом. Наконец, нельзя не упомянуть и об экспериментах Дубовского над естественным отбором у ракушковых рачков в условиях текучей воды. Здесь ясно показана параллель с изменениями в строении придатков при переходе от форм, населяющих водоемы со стоячей водой, к формам речным и живущим в прибрежной полосе с постоянными токами воды.

Подобных данных собрано пока еще немного — можно было бы требовать более широких исследований в этой области. Однако приведенные факты достаточно убедительны, хотя делались попытки снизить значение и этих наблюдений. Указывают [Robson, Richards, 1936], что в опытах Чеснолы богомолы были привязаны и, следовательно, находились не в естественных условиях. Это, конечно, верно, но именно в данном отношении все богомолы находились в одинаковом положении. Между тем смертность их оказалась избирательной, а ведь только это и требовалось доказать. Указывают, что в известных наблюдениях Бумпуса [Bumpus, 1899] над избирательной гибелью воробьев, собранных после бури, не была установлена причина их смерти. И это, конечно, верно, но все же несомненно установлена избирательная смертность в некоей одинаковой для всех воробьев об-

становке. Правда, число особей было не особенно велико (136, из коих 64 погибли), почему мы и не приводим этих наблюдений в числе бесспорных доказательств. Многие другие данные обладают меньшей доказательностью, но общее число таких менее надежных наблюдений очень велико и в своей массе они не могут быть игнорированы.

Наконец, экспериментальные исследования в лаборатории, значение которых некоторые полевые работники стараются снизить, ссылаясь на ненормальность обстановки, имеют для непредубежденного исследователя безусловно решающее значение. Я имею в виду многочисленные исследования над плодовой мухой дрозофилой (*Drosophila melanogaster*).

Прежде всего, отметим, что лабораторные наблюдения показали, что дрозофила и ее многочисленные мутации идентичны с теми, которые распространены в естественных популяциях (исследования Четверикова, Дубинина, Гершензона и др.), так что в эксперименте мы оперируем с вполне естественным природным материалом. Отметим также, что нет никаких оснований думать, что данный вид дрозофилы представляет собой результат гибридизации; принципиально то же самое наблюдается и на других видах дрозофилы. Эти оговорки мы делаем, так как опыт с энотерой (*Oenothera lamarckiana*) мог бы predisполагать к известному скепсису. В отношении эффективности искусственного отбора у домашних животных были высказаны соображения такого же порядка. Неоднократно указывалось, что мы недостаточно знаем историю домашних животных, что многие из них, несомненно, выведены путем гибридизации и что поэтому нельзя основывать вывод о значении естественного отбора на его аналогии с искусственным отбором [Robson, Richards, 1936]. Сторонники подобных взглядов считают, что исходный материал здесь различный и, быть может, именно это определило полученный эффект, а не самый отбор, который имеет лишь сортирующее значение.

Я не считаю эти возражения основательными. Если гибридизация и увеличила диапазон изменчивости у домашних животных, все же определенные породы получены именно путем отбора, и сравнение естественного отбора с искусственным является вполне законным. Другое возражение против такого сравнения — строгая изоляция домашних пород и контроль размножения со стороны человека — также не является серьезным. И в естественной природе дивергенция географических и экологических форм, ведущая к видообразованию, связана с изоляцией, и, следовательно, никаких принципиальных различий между естественным и искусственным отбором не существует. На заре человеческой культуры, когда создавались многие породы домашних животных, изоляция и контроль размножения ведь тоже не были «строгими». Специфика искусственного отбора и в особенности новей-

шие методы индивидуального подбора и испытания производителей по их потомству способствуют лишь значительному ускорению процесса, покоящегося на тех же основаниях, на которых он разыгрывается в естественной природе. В смене сред, определяющих эволюцию животных, появление человека означало еще, по крайней мере, одну и притом крупнейшую смену. Она особенно резко коснулась тех животных, которых человек нашел нужным использовать и для которых он создал совершенно новую и в высшей степени своеобразную обстановку — крайне специализированную и активную «среду». Однако материал и средства эволюционных изменений остались в основном теми же самими.

Несмотря на все эти замечания, мы признаем известную специфику происхождения и развития домашних животных и поэтому в вопросах об основных фактах эволюции в естественной природе предпочтем использование такого материала, происхождение которого не вызывало бы никаких сомнений. Таким действительно хорошо изученным материалом и является дрозофила с ее многочисленными мутациями.

Результаты экспериментальных исследований над дрозофилой будут ниже изложены. Здесь же мы отметим еще одну ошибку в понимании механизма действия естественного отбора, которая широко распространена не только среди антидарвинистов, но и среди таких виднейших последователей Дарвина, как Роменс, А. Вейсман, Л. Плате, вследствие переоценки значения аналогии естественного отбора с искусственным. Естественный отбор, как и наиболее примитивные формы искусственного отбора, основывается не на выборе особей, более приспособленных к данным условиям (как современные формы искусственного отбора), а на уничтожении мало приспособленных. То обстоятельство, что положительное значение естественного отбора есть лишь результат действия отрицательного фактора — избирательного уничтожения, т. е. элиминации менее жизненных (в данной обстановке) особей, постоянно забывается даже дарвинистами. Поэтому последние не смогли ответить на критику антидарвинистов, утверждавших, что очень малые положительные изменения (мутации) не могут иметь селекционного значения. Вместо того, чтобы отбросить это возражение как основанное на неверном понимании механизма действия естественного отбора, дарвинисты стали придумывать различные вспомогательные теории, которые должны были объяснить закрепление самых незначительных (в том числе и «бесполезных») изменений. Так, А. Уоллес использовал теорию соотносительных изменений с другими признаками, имеющими селекционное значение. А. Вейсман выдвинул теорию зачаткового подбора, который должен был обеспечить развитие известных признаков до того уровня, когда они могут приобрести селекционное значение. Л. Плате пытался спасти положение, выдвинув принцип смены функций с учетом ла-

марковского фактора. Большинство палеонтологов прибегают к помощи автогенного ортогенеза, и т. п. Вся эта полемика, поднятая сначала Майвартом и подхваченная затем всеми антидарвинистами, произвела на самого Дарвина настолько сильное впечатление, что и он начал соглашаться с существованием каких-то затруднений для полного признания своей теории. Только у К. Тимирязева и у зоопсихолога Ллойда Моргана имеется ясная замена понятия селекционного значения (Роменс) противоположным ему понятием элиминационного значения. Так как естественный отбор осуществляется не через выбор приспособленных, а лишь путем уничтожения менее приспособленных, то и формы естественного отбора определяются формами элиминации. Это и отражено в классификации Л. Моргана.

Таким образом, вопрос о селекционной роли незначительных благоприятных изменений окончательно разрешен в положительном смысле. В интересах точности мы должны говорить только об элиминирующем значении неблагоприятных изменений. В процессе эволюции происходит свободное накопление не только незначительных положительных, но и индифферентных и даже иногда частично вредных мутаций. Поэтому и постоянные указания антидарвинистов на то, что видовые различия имеют во многих случаях индифферентный характер, ни в какой мере не противоречат дарвиновскому пониманию видообразования и эволюции.

Лабораторные исследования над дрозофилой, произведенные в течение последних двух десятилетий, дали нам блестящие доказательства эффективности не только искусственного, но и естественного отбора, понимаемых согласно теории Дарвина. Экспериментами над дрозофилой в лабораторных условиях была доказана эффективность искусственного отбора по определенным признакам. Более того, была установлена эффективность искусственного отбора на выражение известного признака, даже в пределах определенной, генетически, казалось бы, вполне однородной линии. При культуре определенной мутации удавалось путем искусственного отбора поднять выражение известного признака до максимума или снизить его до полного исчезновения. Это указывает на существование внутри данных линий множества очень малых мутаций, которые в отдельности не улавливаются генетическим анализом, а обнаруживают свое существование лишь проявлением некоторого суммарного эффекта. Такие малые мутации обусловлены, очевидно, как и другие мутации, изменением генов, которые соответственно были названы генами-модификаторами.

В дальнейшем, однако, были сделаны следующие наблюдения. В чистых культурах некоторых мутаций дрозофилы, отличающихся ослабленной жизнеспособностью, выражение характерных признаков этих мутаций с течением времени (со сменой

поколений) все более ослабевалось. Мухи теряли характерные свойства определенной мутации и возвращались по своей внешности к исходной дикой форме. Опыты скрещивания разных линий этих одичавших мутаций показали, что полученные гибриды в первом же поколении вновь приобретают все ранее утерянные свойства данной мутации. Это означает, что выражение признаков этой мутации было подавлено действием каких-то других генов, которые при скрещивании перешли в гетерозиготное состояние и тем самым потеряли свое эпистатическое значение.

Все это понятно только в том случае, если допустить, что в культурах мух со сниженной жизнеспособностью происходил *естественный отбор* этих мух на жизнеспособность. Так как максимальное выражение мутации связано с наибольшим понижением жизнеспособности, то естественный отбор шел в направлении подбора мелких мутаций (обусловленных генами-модификаторами), погашающих выражение этой мутации.

Таким образом: 1) была показана **эффективность искусственного отбора** на, казалось бы, «чистом» материале; 2) было доказано существование в нем множества мелких мутаций и, наконец, 3) было показано, что эти мелкие мутации отбираются в процессе естественного отбора в лабораторной «чистой» культуре. При этом изменялся и характер и внешний вид всей культуры.

Уменьшение вредности мутаций по мере их культивирования наблюдалось и у рачков-бокоплавов (*Gammarus*) [Sexton et al., 1930] и, очевидно, покоится на том же естественном отборе модификаторов, снижающих вредные выражения мутаций, как и у дрозофилы. Возражение что все эти наблюдения производились в лабораторных, а не в естественных условиях, не основательно. В природе не существует определенно характеризующих стандартных естественных условий. Каждая среда имеет свою специфику условий, и в открытой природе они нередко еще гораздо менее «естественны», чем в лаборатории. Вспомним, например, жизнь в пещерах или жизнь внутри других организмов. Поскольку эволюция покоится на смене среды, нас как раз интересуют результаты такого перемещения организмов.

Для дрозофилы в лаборатории создаются оптимальные условия температуры, влажности и питания. Только эти оптимальные условия дают возможность поддерживать культуру некоторых мутаций, которые в естественной обстановке вовсе не могли бы существовать. В лаборатории дрозофилы полностью избавлены от борьбы за существование с многочисленными врагами и паразитами, а также от всевозможных других неблагоприятных внешних факторов. Казалось бы, здесь нет борьбы и, следовательно, нет естественного отбора. И однако даже при этих условиях естественный отбор оказался в высшей степени эффективным. В «естественной» природе, при условиях жесточайшей

борьбы за существование, характерной для большинства насекомых, значение естественного отбора должно быть еще более значительным и результат должен сказываться значительно скорее, чем в лаборатории.

Дрозофила исследуется в последнее время и в «естественных» условиях. Методами генетики анализируется состав ее природных популяций. Первые исследования этого рода принадлежат Н. И. Дубинину и Н. В. Тимофееву-Ресовскому, которые показали наличие разнообразных мутаций дрозофилы в природе. Н. Дубининым было установлено наличие известной дифференциации в местных популяциях дрозофилы и сдвиги в генетическом их составе в последовательно сменяющихся сезонах. Эти сдвиги, очевидно, обусловлены интенсивной гибелью дрозофилы зимой и должны быть в значительной мере отнесены за счет естественного отбора, т. е. избирательной смертности, хотя при большом сокращении популяции может приобрести известное значение и случайность переживания отдельных особей. Наконец, С. Гершензону и Р. Берг удалось показать наличие в естественных популяциях дрозофилы огромного количества более или менее явно вредных мутаций, частью даже полудоминантных, проявление которых, однако, совершенно подавлено существованием других генов с эпистатическим влиянием. По внешности все мухи принадлежат к обычному дикому типу. Последние исследования особенно ясно показывают, что и в естественной природе идет непрерывный процесс накопления мутаций, нередко вредных. Однако их неблагоприятные выражения непрерывно нейтрализуются естественным подбором других мутаций.

Эти наблюдения имеют исключительное значение. Они показывают *возможность перестройки наследственного материала без изменения видимой организации*. Если по мере накопления неблагоприятных мутаций происходит непрерывный отбор других мутаций, нейтрализующих действие первых, то это означает, что в неизменном по фенотипу организме генотип непрерывно меняется. Организм с течением времени преобразуется, если не по внешнему виду, то по своим формообразовательным потенциям. «Прочность» наследственного механизма оказывается весьма сомнительной, и не на ней покоится, следовательно, относительная устойчивость органических форм.

Эти факты опровергают также обычные возражения антидарвинистов, что мутации слишком редки, чтобы служить основой эволюции. В любой популяции имеется огромный скрытый резерв готовых мутаций, который мобилизуется при всяком изменении среды. Раскомбинирование накопленных мутаций происходит, конечно, постоянно в результате свободного скрещивания и в особенности при скрещивании особей из различных популяций. Однако при данных условиях «нормальной» среды

все возникающие таким образом комбинации оказываются неблагоприятными и элиминируются. Только при изменении условий среды эти соотношения изменяются. «Нормальная» комбинация теряет свои преимущества, и ее жизнеспособность снижается до уровня целого ряда других, время от времени возникающих комбинаций. Данное обстоятельство, ставящее эти формы на один и тот же уровень, меняет их численное соотношение и облегчает скрещивание и дальнейшее раскомбинирование и перекombинирование. Этот процесс еще более ускорится, если отдельные комбинации окажутся в новых условиях более жизнеспособными, чем исходная форма (в этих же условиях). Такое перекombинирование должно, следовательно, быстро привести к выявлению всех уже имеющих положительные и индифферентных мутаций и установлению благоприятных их комбинаций. В этом смысле мы и говорим о мобилизации скрытых резервов. Вычисления и выводы Фишера о значении скорости процесса возникновения новых мутаций в определении направления эволюции полностью сохраняют свою силу. Эта скорость, разумеется, совершенно недостаточна для того, чтобы обусловить течение эволюции в противоположном естественному отбору направлении и ограничивает возможность быстрой эволюции в благоприятствуемом направлении. Однако при предварительном накоплении резервов, что действительно происходит везде и непрерывно, изменение направления естественного отбора (при изменении среды) приведет к очень быстрому вскрытию тех частей резервов, которые лежат в требуемом направлении. О недостатке материала для эффективного действия естественного отбора в таком случае не может быть и речи. В самом деле, эволюционная перестройка вида может, очевидно, при изменении среды произойти с совершенно непредвиденной скоростью.

Мы видим, что в настоящее время теория естественного отбора, благодаря ряду новейших исследований, стоит на значительно более прочном основании, чем это было еще недавно. И это относится именно к прямым доказательствам эффективности естественного отбора.

Отметим лишь еще одно возражение, неоднократно выдвигавшееся против теории естественного отбора. Несомненно, что гибель отдельной особи есть дело случая, и избирательная смертность проявляется только в массе таких случаев. Однако не все факторы, вызывающие гибель особей определенного вида, действуют избирательно хотя бы только в массе. Некоторые внешние факторы вообще не имеют селективного значения и губят любую особь, попавшую в сферу их действия. Это может замедлить действие естественного отбора, но не может его устранить, так как всегда имеется в наличии большое число факторов, обуславливающих избирательную гибель даже в такой среде, которая представляется как будто оптимальной (для «нор-

мального» организма). Именно эти факторы являются основными факторами среды, поддерживающими жизнь отдельной особи. Только в соотношениях этих факторов со всей организацией решается вопрос о жизнеспособности данной особи. Эта элементарная форма естественного отбора на жизнеспособность сохраняет свое значение даже при условии полного отсутствия врагов и полного обеспечения всеми необходимыми жизненными средствами, как мы это уже видели на примере лабораторных культур дрозофилы.

Естественный отбор мы считаем основным фактором эволюции. Специфика материала, с которым оперирует естественный отбор, именно — наследственные изменения отдельных особей, или мутации, зависит в основном от самого организма (т. е. от его исторически сложившейся морфофизиологической структуры). Для каждого организма характерны свои особые формы мутаций, и отдельные мутации встречаются с различной частотой. Факторы среды влияют на частоту появления мутаций (рентген, температура, химические вещества). Вероятно, они определяют и их возникновение. Но специфика их явно определяется самим организмом. Мутирование организма идет в различных направлениях. Частота появления определенных мутаций, во всяком случае, далеко не достаточна для того, чтобы помимо естественного отбора оказать влияние на направление эволюционного процесса (как это показал Фишер). Таким образом, естественный отбор оперирует, хотя и с определенным, но все же до известной степени ограниченным материалом. При этом именно естественный отбор регулирует накопление мутаций, т. е. реализуемых наследственных изменений в данной популяции, и определяет таким образом направление эволюционного процесса.

Конечно, не нужно представлять себе естественный отбор в виде особого творческого «принципа». Естественный отбор является в каждый данный момент лишь отражением складывающихся соотношений между организмом и средой. Именно эти в процессе эволюции непрерывно меняющиеся соотношения, выражающиеся в различных формах борьбы за существование, определяют характер и направление естественного отбора и эволюции.

Вместе с тем ясно, что авторы, видящие в процессе естественного отбора проявление действия внешней среды (эктогенез) и приравнивающие его лишь к внешним факторам эволюции, допускают грубейшую ошибку. Естественный отбор, как результат борьбы за существование организма в известной среде, отражает всегда те конкретные соотношения, которые устанавливаются между организмом с его внутренними факторами и средой с ее внешними факторами. Направление естественного отбора диктуется именно *соотношениями* между внешними и внутренними факторами, а не самими этими факторами порознь.

Формы естественного отбора

Направление естественного отбора определяется конкретными для данного момента взаимоотношениями между организмом и внешней для него средой обитания (с ее неорганическими и биотическими факторами). Эти взаимоотношения могут оставаться относительно константными, могут быть подвержены известным периодическим или случайным изменениям или сдвигаться в определенном направлении. Еще Дарвин отмечал, что естественный отбор будет поддерживать постоянство известной формы, если она приспособлена к некоторой неизменной обстановке. В этом случае состав популяции известного вида не изменяется. Постоянная элиминация уклоняющихся, т. е. менее приспособленных особей означает естественный отбор в пользу установившейся уже средней «нормы». Такую форму отбора, «охраняющую» норму, я назвал [1939] *стабилизирующей*. Если же условия существования данного вида изменяются, то прежняя норма теряет свою приспособленность. Преимущества в борьбе за существование получают некоторые уклонения, которые и будут накапливаться в процессе естественного отбора. Это приведет (если лишь одно уклонение получает известное преимущество) или к ее дифференцировке на несколько новых форм, раздвигающихся в разных направлениях (если преимущества получают разные уклонения соответственно различным новым условиям существования). Эволюция данного вида в одном направлении или его дивергенция в разных направлениях выражается, прежде всего, в неуклонном изменении состава его популяций. Элиминация особей, представляющих прежнюю норму, и накопление уклонений, создающих новую норму (или несколько новых норм), являются выражением естественного отбора в обычной его классической форме. Я говорю в этом случае о движущей или ведущей форме естественного отбора.

Симпсон [Simpson, 1944] различает три основных направления естественного отбора: центрипетальное, центрифугальное и линейное. Первое совпадает с моим пониманием стабилизирующего отбора, а последнее — с ведущей формой отбора. Что касается центрифугального (центробежного) отбора, то он представляет совершенно абстрактное противоположение центрипетальному (центростремительному) отбору. Конкретно нельзя себе представить случая, когда любые уклонения от нормы оказываются более приспособленными, чем прежняя норма. Преимущества могут получить всегда лишь очень немногие уклонения, которые и определяют несколько «линейных» направлений отбора. Если общее уменьшение изменчивости популяции следует рассматривать как результат усиления отбора в его стабилизирующей форме, то увеличение изменчивости и расширение вариационной кривой есть лишь результат накопления му-

таций при ослаблении отбора, а не выражение особой формы естественного отбора.

«Фракционирующее» (Симпсон) влияние отбора создается не комбинацией линейного отбора с центробежным, а дарвиновской ведущей формой отбора, идущей по-разному для популяций, находящихся в разных условиях (типичная дивергенция). Этот отбор осуществляется на базе возрастающей изменчивости популяций при свободном накоплении мутаций в благоприятствуемых направлениях.

4. Изоляция (географическая и биологическая)

Если мы видим выражение движущих сил эволюции в естественном отборе, то это не значит, что другие факторы не имеют никакого значения. Наоборот, мы уже отмечали, что без наследственной изменчивости (мутаций) эволюция невозможна: естественный отбор был бы бессилён создавать новые формы, если бы он не располагал достаточным и как раз необходимым для этого материалом в виде большой и сложной серии мутационных изменений. Однако мутации сами по себе являются лишь сырым материалом, не определяющим направления эволюционного процесса. Это направление дается естественным отбором, и поэтому мы обозначаем последний как основной фактор эволюции.

М. Вагнер в свое время [Wagner, 1868, 1889] выдвинул теорию пространственной изоляции как дополнение к дарвиновской теории образования видов. Он полагал, что только в том случае, если вид, мигрируя, заселяет новые изолированные пространства, он может при помощи естественного отбора дать начало новым формам. Эта теория подверглась критике со стороны самого Дарвина, а также А. Вейсмана и других авторов, указывавших на бесспорные факты видообразования в одной местности без территориального разграничения, а также на возникновение различных форм, ди- и полиморфизма одного вида в одной местности. Достаточно вспомнить известные палеонтологические ряды третичных моллюсков *Planorbis multiformis*, *Gyraulus trochiformis*, описанные Гильгендорфом [Hilgendorf, 1866, 1901] и вновь критически обработанные Готтшиком [Gottschick, 1919—1920], показывающие историческое преобразование и дифференциацию одного вида в одном и том же водоеме. Не менее убедительны и данные по современному распространению некоторых организмов. Особенно поучительна фауна оз. Байкал. Здесь имеется огромная масса эндемичных организмов — до 200 видов и 31 род бокоплавов (*Gammaridae*), около 80 видов планарий, более 30 видов малощетинковых червей, много видов бычков, включая эндемичное семейство своеобразных бычков *Cottocomphoridae* с 11 видами в 6 родах и интереснейшую голомянку *Comphorus*

baicalensis как представителя эндемичного семейства. Все эти формы образовались, несомненно, здесь, на месте, в одном водоеме, без всякой миграции и пространственной изоляции. Известна также аналогичная картина богатейшего видообразования в оз. Танганьика.

М. Вагнер выдвинул свою теорию географической изоляции, исходя из предположения о том, что всякая новая форма должна поглотиться при скрещивании с исходной, если она не будет изолирована. Те же соображения привели Дж. Роменса [Romanes, 1886] к теории физиологического отбора. Оставаясь в общем на дарвиновских позициях, он полагает, что новая форма может выделиться лишь в том случае, если известная группа особей оказывается при скрещивании между собой более плодотворной, чем при скрещивании с исходной формой. В этом случае предполагается, что морфологическому расхождению предшествует своеобразная физиологическая (половая) изоляция. Однако и этот принцип не может лежать в основе видообразования, так как у нас нет данных в пользу того, что физиологическая дифференциация всегда предшествует морфологической. Наоборот, мы знаем много хорошо различимых форм и ясно ограниченные разновидности, которые оказываются вполне плодовитыми (иногда это касается даже различных видов). В настоящее время основной мотив, приведший к разработке этих гипотез, может считаться отпавшим, так как данные современной генетики показывают, что наследственные признаки при скрещивании вообще не поглощаются. Теория пространственной и физиологической изоляции оказалась (в той форме, в какой она была предложена) неправильной. Эволюция, во всяком случае, может идти без всякой изоляции. Это, впрочем, отмечал и Дж. Роменс, подчеркивавший значение изоляции для «политической», т. е. дивергентной, эволюции и вполне допускавший возможность «монотипической» эволюции на основе одного только естественного отбора, органически, однако, связанного с особой формой изоляции вследствие отмирания менее приспособленных особей еще до достижения ими половой зрелости. У нас имеется, однако, ряд данных, позволяющих утверждать, что географическая изоляция на малых пространствах является скорее тормозом в эволюции. Консервативность фауны изолированных в прежнем (Южная Америка) и малых (Австралия) континентов и островов (Новая Зеландия, Мадагаскар) указывает на замедленный темп эволюции по сравнению с крупными пространствами суши Северного полушария и Африки. Это объясняется, конечно, с одной стороны, большим разнообразием условий существования, а следовательно, и сложными формами борьбы за существование, но, с другой стороны, и тем, что большая абсолютная численность вида, достигаемая на значительных пространствах, и свободное скрещивание дают больший материал наслед-

ственных изменений и, следовательно, способствуют максимальной эффективности естественного отбора (на что указывал еще Дарвин). Однако это не значит, что изоляция вообще не играет никакой роли в эволюционном процессе.

Широкое расселение определенного вида ставит его в самые различные условия существования. Различные местообитания при этом вовсе не должны быть изолированными: они могут быть связаны в одно неразрывное целое, образуя обширное пространство, на котором скрещиваются между собой отдельные особи. Однако особи, населяющие далеко отстоящие местности, фактически между собой не скрещиваются. Так как в разных местностях условия борьбы за существование различны, то естественный отбор принимает в них различное направление. Это кладет начало образованию географических форм. В пограничных областях они свободно скрещиваются между собой, и популяция приобретает переходный характер. Возникает дифференцированный, но все же непрерывный круг форм («Rassenkreis» — Rensch, 1929]. Если, однако, борьба за существование приведет к вытеснению некоторых местных форм другими, соседними, то такое вымирание промежуточных форм будет иметь своим последствием установление определенных граней между разновидностями. Здесь дивергенция форм обусловлена разными условиями среды, а их разграничение связано с вымиранием промежуточных форм (как это и было постулировано Дарвином). В сводке Ренша можно найти богатый материал, иллюстрирующий такой процесс образования географических форм.

Если в области сплошного распространения того или иного вида возникает природный барьер в виде реки или пролива (для сухопутных организмов), горного хребта (для долинных), пустыни (для влаголюбивых), перешейка (для морских), водораздела (для пресноводных), то в этом распространении произойдет разрыв. Организмы, живущие по разным сторонам барьера, не будут между собой скрещиваться, и это неизбежно приведет к более или менее резкому морфофизиологическому разграничению форм, которые в разных условиях их существования будут эволюировать в разных направлениях. Нетрудно привести многочисленные примеры такого влияния географической изоляции на обособление местных форм.

В недавнем геологическом прошлом Северная и Южная Америка были разъединены и Панамского перешейка не было. Морская фауна была в этом районе общей. В настоящее время климат по обе стороны перешейка сходный, и фауна в прилежащих частях Атлантического и Тихого океанов тоже весьма сходная. Однако, если сравнивать фауну не в общем — по ее характеру, по семействам и родам распространенных здесь животных, а в деталях, обращая особое внимание на видовой состав (т. е. на более поздние расхождения), то оказывается, что она в высшей

степени различна. Из числа 1200 видов рыб, встречающихся в фаунах обеих сторон перешейка, только 71 вид (т. е. 6%) является общим для обеих фаун. Обращает на себя, однако, внимание, что многие виды, характеризующие эти разделенные фауны, весьма между собой сходны (известно около 100 «параллельных» видов рыб), и это, несомненно, указывает на их недавнее расхождение, связанное с образованием физического барьера в виде Панамского перешейка. Другие виды успели разойтись за это время дальше, но их дифференциация все же не достигла еще степени родовых различий. Даже невысокие водоразделы являются преградой не только для пресноводных, но и для многих влаголюбивых животных. Для горных животных такой преградой могут оказаться и долины. Горные колибри образуют в Южной Америке множество видов с весьма ограниченным распространением, и отдельные виды иногда ограничиваются в своем местообитании одним лишь вулканом. Учитывая значение всех этих физических барьеров, нельзя, однако, не принимать во внимание и различной активности самих организмов и наличия у них средств для распространения (в том числе и пассивных средств расселения по воздуху или по воде, ветром или течением). Иногда, впрочем, даже такие весьма активные в передвижениях животные, как перелетные птицы, все же склонны к большой местной изоляции вследствие консервативности своих инстинктов, заставляющих их возвращаться для гнездования всегда в ту местность, где они сами выросли.

Совершенно исключительное значение имеют явления пространственной изоляции для малоподвижных, оседлых животных (или для тех растений, семена которых не разносятся ни ветром, ни животными), так как для них нередко даже небольшие расстояния оказываются фактически непреодолимыми. Особенно показательные примеры такого рода можно привести в отношении наземных моллюсков. Известны классические исследования Гулика [Gulick, 1905] над распространением наземных улиток Achatinellidae на Сандвичевых островах (других моллюсков там нет вовсе). Эндемичный здесь род *Achatinella* распадается на множество видов (200—300) и подвидов (свыше 1000). Каждый остров имеет свои многочисленные виды с ограниченным местообитанием. На о-ве Оаху имеется 25 видов *Achatinella* (более 200 видов Achatinellidae), и распространение каждого ограничивается одной долиной, где они живут во влажных, тенистых лесах. Наибольшие различия имеются между наиболее удаленными видами. В этом случае невысокие гребни, разграничивающие отдельные долины, на которых лес прерывается или становится более редким, оказываются вследствие большей сухости почвы уже почти непроходимыми (исторически расселение происходило, конечно, и через гребни) для этих моллюсков. Здесь самая изоляция на очень небольших пространствах при почти

идентичных условиях привела все же к явной дифференциации, явному разграничению форм. Эта дифференциация является результатом процесса естественного отбора, случайно протекавшего в несколько разном материале и в несколько различных условиях борьбы за существование.

Автор при этом несколько преувеличивает значение изоляции. Отметим, что Дж. Гулик один из первых обратил внимание на дифференцирующее значение случайного выделения небольшой группы особей — будь то через ее миграцию или через неизбежное истребление большинства особей данной популяции. Небольшая группа особей будет, как правило, отличаться в своих признаках от средней нормы, характерной для всей прежней популяции. В случае ее изоляции она дает начало новой форме. Несколько отличные взаимоотношения с внешней средой приведут через процесс естественного отбора и к дальнейшему расхождению с исходной формой. Однако Гулик, выдвигая изоляцию как основной фактор эволюции, недооценивает значение естественного отбора, впадая при этом в противоречие с собственными выводами. Отсутствие ведущего значения естественного отбора Гулик доказывает тем, что расхождение в признаках различных *Achatinellidae*, живущих в соседних долинах о-ва Оаху, произошло, несмотря на идентичность климата и прочих условий существования (та же растительность и те же враги). Здесь повторяется обычная ошибка других авторов, относящих естественный отбор к внешним факторам. Эта ошибка допускается, однако, только при критике ведущего значения естественного отбора. Подчеркивая значение изоляции, сам Гулик обращает особое внимание на то, что в процессе естественного отбора решающее значение имеет не столько активность внешней среды, сколько различные формы активности самого организма, по-разному использующего эту среду. Если же различные группы организмов относятся по-разному даже к идентичной среде, то естественный отбор в изолированных группах не вполне идентичных особей всегда даст различный результат, т. е. приведет к дальнейшей дивергенции форм (как среди *Achatinellidae* Гавайских островов). Значение изоляции новых форм от скрещивания Гуликом, несомненно, преувеличено. Не надо забывать, что сам естественный отбор, т. е. переживание наиболее приспособленного, является фактором, изолирующим новую форму от скрещивания со старой вследствие отмирания последней. Отбираемые особи скрещиваются главным образом между собой, а не с элиминируемыми особями, которые гибнут в большом количестве еще до полового созревания. Эта форма изоляции включается в понятие естественного отбора, и, следовательно, ее нельзя противопоставлять последнему. Процесс естественного отбора, сопровождаемого такой изоляцией, т. е. отмиранием исходной формы, лежит в основе дарвиновского понимания эволюции как

процесса прогрессивного преобразования органических форм. Это, однако, не ведет к дифференциации, т. е. к расчленению одной старой формы на две или несколько новых. Типичное дарвиновское расхождение признаков требует, несомненно, дальнейшей изоляции новых форм в их местообитании, в их инстинктах, во времени созревания половых продуктов и т. д. Не эволюция сама по себе, а дифференциация, увеличение многообразия форм, их взаимное разграничение и дальнейшая дивергенция определяются различными формами изоляции (Дж. Гулик и особенно Дж. Роменс).

Гулик предлагает для различных форм изоляции новый термин «сегрегация», понимая под этим изоляцию групп родственных особей, отличающихся чем-либо друг от друга. Так как, однако, уже каждая отдельная особь фактически всегда отличается от любой иной особи, то понятия сегрегации и изоляции в своем конкретном содержании совпадают.

Изоляция в новой среде приводит иногда к довольно быстрому изменению форм. Так, Иордан [Jordan, 1905] указывал на быстрое изменение озерной форели, перенесенной в ручьи Северной Америки, в обыкновенную ручьевую форель. В Австралии из яиц обыкновенной английской ручьевой форели получилась очень крупная озерная форель, отнесенная к особому виду (*Salmo ferox*). В Лааховое озеро в Швейцарии в 1866 и 1872 гг. были пущены сига, полученные из икры сигов Боденского озера. В новой среде эти сига в течение семи поколений (за 40—44 года) изменились весьма значительно. Число жаберных тычинок удвоилось (существенный признак!), и их относительная длина увеличилась [Thienemann, 1912].

Кроме пространственной изоляции, не меньшее значение имеют иногда и иные формы изоляции, которые можно обозначить как биологические. Сюда относятся, прежде всего, обособление экологических форм, затем — сезонное разделение и, наконец, физиологическое. Экологическое обособление животных связано с расхождением и иногда специализацией в питании, в конкретном местообитании с распределением по различным почвам, по влажности места, по характеру растительности (лесные, степные, пустынные формы, с дальнейшими подразделениями), по образу жизни (дневной, ночной), по вертикальному распределению на суше (в земле, на ее поверхности, на кустарниках и деревьях и т. п.) или в воде (донные и нектонные организмы и т. п.) и в особенности по отношениям к другим организмам, т. е. по месту (экологической нише), занимаемому в том или ином характерном биоценозе. Такое обособление «экотипов» имеет, несомненно, основное значение в процессе дифференциации особей одного вида и является источником обычного видообразования при отсутствии географического разделения. Упомянутые примеры видообразования в одном водоеме (байкальские бокопла-

вы, бычки и планарии), несомненно, связаны с экологической дифференциацией. Во всех этих случаях скрещивание расходящихся форм затрудняется вследствие их различного местообитания. В других случаях разделение может стать еще более резким, например при расхождении во времени созревания половых продуктов. Такое сезонное разделение произошло, например, у различных рас обыкновенной сельди. Некоторые расы мечут икру весной в бухтах, другие — осенью на мелях более открытого моря [Heinske, 1898]. Сезонные расы известны и для целого ряда пресноводных рыб из семейства лососевых, осетровых, карповых, а также у окуней, судака [«яровые» и «озимые» расы — Берг, 1934]. Обыкновенная креветка (*Crangon vulgaris*) известна в двух расах, еще не различимых по виду, из которых одна мечет икру весной, другая — осенью [Plate, 1913]. От обычной водной лягушки (*Rana esculenta*) в Восточной Европе обособился подвид *R. ridibunda* с иным временем икротетания¹. Дубовый шелкопряд (*Lasiocampa quercus*) появляется в июле — августе, а его почти неотличимый подвид (*L. quercus callunae*) — в мае — июне, так что скрещивание между ними почти невозможно. Бабочки *Agriodes thetis* и *A. coridon* различаются тем, что второй вид имеет период размножения, приходящийся на промежуток времени между двумя периодами размножения первого.

Во всех этих случаях скрещивание невозможно вследствие разного времени созревания половых продуктов. Однако нередки и другие препятствия для скрещивания обособляющихся форм. Иногда это довольно большие расхождения в строении копулятивных органов близких видов, что наблюдается у насекомых и пауков, или даже простая разница в величине тела. Большое значение имеют нередко и различия во вторичных половых признаках, в видовых отметинах, связанные с различием в половых инстинктах. Наконец, иногда довольно рано развиваются такие различия в половых клетках, которые затрудняют оплодотворение или вызывают бесплодие потомства. В этой связи нельзя не напомнить значения хромосомальных aberrаций как одной из основ возникновения мутаций (кроме генных). Новейшие исследования не только над растительными объектами, но и над животными, показывают значительную распространенность хромосомальных aberrаций как в лабораторных опытах, так и в природе. Несомненно, что они нередко лежат в основе видообразования. В этом случае обычно сразу возникает половая изоляция вследствие бесплодия гибридов (невозможность нормального редукционного деления).

¹ В настоящее время к группе европейских зеленых лягушек относят три формы: *Rana esculenta*, *R. lessonae* и *R. ridibunda*, причем первая считается гибридом двух последних. Вопрос окончательно не решен (Прим. ред.).

У растений большую роль играет появление полиплоидов: у животных полиплоидия, очевидно, не имеет такого значения, но очень часто наблюдаются инверсии и транслокации. Из последних видообразовательное значение имеют, по-видимому, лишь внутривидовые транслокации, или перестановки [Дубинин, 1937]. Таким образом, сразу возникают новые физиологические изолированные популяции, которые в известных условиях могут получить некоторые преимущества перед исходной формой. Во всех этих случаях физиологическая изоляция неизбежно приведет и к ясному морфологическому разграничению новых форм.

Следовательно, нисколько не отрицая значения различных форм изоляции в процессе эволюции и прогрессивной дифференциации мелких таксономических групп, мы, однако, отмечаем, что изоляция ни в какой мере не является обязательной для эволюции. Наоборот, широкое скрещивание увеличивает разнообразие возможных комбинаций и является необходимым для увеличения пластичности форм и их быстрой эволюции. Без изоляции возможны и видовая дифференциация и разграничение форм при вытеснении промежуточных признаков (типичное дарвиновское расхождение). Однако все виды изоляции ускоряют процесс такого разграничения. Изоляция в более ограниченных условиях существования легко ведет к специализации, к ограничению форм борьбы за существование одной лишь внутривидовой конкуренцией и к общему замедлению темпа эволюции.

При изоляции небольших мелких популяций процессы естественного отбора до некоторой степени осложняются вследствие возрастающего значения случайного переживания отдельных особей [Delboeuf, 1887; Gulick, 1905], может быть вовсе не наиболее приспособленных, и случайной гибели отдельных особей с благоприятными признаками. В отдельных малых популяциях происходит случайное размножение одних мутаций и случайная гибель других, и это тем ярче выражается, чем более существование популяции зависит от переживания отдельных случайных особей (см. С. Четвериков, Н. Дубинин, S. Wright). В особенности велика роль случайной гибели и случайного переживания в популяциях, периодически сильно истребляемых (вследствие периодических эпидемий, зараженности паразитами или, еще чаще, вследствие зимней гибели). И все же, несмотря на распространенность этих явлений, они имеют чисто местное значение и носят характер временных отклонений. Вряд ли такие «генетико-автоматические процессы» приводят к длительным изменениям, получающим существенное значение в процессе эволюции. К подобному заключению приходит и И. М. Поляков [1936б], который считает, что накопление бесполезных признаков в изолированных популяциях может иметь лишь подчиненное значение и в основном только на низовых ступенях эволюции (главным образом, при образовании рас, разновидностей и уже в

меньшей степени — видов). Полная изоляция на малых пространствах имеет известное значение лишь для процесса распада на местные формы. На весь процесс эволюции в целом он оказывает скорее всего лишь тормозящее влияние (как всякое сокращение общей численности популяции и всякое ограничение условий среды, связанное с упрощением форм борьбы за существование).

Изоляция является лишь фактором, способствующим распаду вида на разграниченные местные формы, нередко идущие затем дальше по пути крайней специализации. Дарвиновская теория дивергентной эволюции учитывает явления изоляции, однако она не основывается на них. В основе теории расхождения признаков лежат индивидуальные различия, ставящие отдельных особи в определенные взаимоотношения с факторами внешней среды. Различный характер взаимоотношений определяет переживание и размножение некоторых особей, отличающихся по своим признакам. Экологическое обособление популяций одного вида хотя и имеет большое значение в процессе внутривидовой дифференциации форм, но является все же следствием генетического разнообразия особей, достигающих преимущественного размножения в разных условиях существования. Таким образом, и в основе дивергенции органических форм всегда лежит генетическая неоднородность популяций и возникающие из этого внутривидовые противоречия в соотношениях с факторами внешней среды.

5. Скрещивание (комбинации)

Чем выше организация животного, чем сложнее в нем коррелятивные связи между его частями и функциями, тем менее возможны отдельные благоприятные мутации. Каждая мутация означает нарушение развития и, следовательно, нарушение строения и функций организма, тем более глубокое, чем разностороннее указанные коррелятивные связи. Если отдельные мутации почти всегда неблагоприятны для жизни особи, то эволюция не может идти путем их простого суммирования. Каждая мутация дополняется сначала рядом других мутаций, которые нейтрализуют ее вредные проявления. Только сложная комбинация мутаций может приобрести положительное значение в борьбе за существование. Эти комбинации создаются лишь в процессе непрерывного скрещивания различных особей в пределах данной популяции. Скрещивание особей между собой является поэтому одним из важнейших факторов эволюции.

При отсутствии естественного отбора свободное скрещивание известного числа мутантов с неизменной формой привело бы очень быстро к состоянию равновесия, определяемому известной формулой Пирсона — Гарди (теоретически вполне справедливой для бесконечно большой популяции). Поскольку, однако,

процесс естественного отбора всегда существует, формула Пирсона — Гарди могла бы найти применение лишь по отношению к вполне безразличным мутациям, каковые встречаются, очевидно, исключительно редко.

Положение, однако, осложняется тем, что в любой популяции не просто имеется известное число мутаций, а происходит постоянный процесс мутирования. Формулой Пирсона — Гарди это также совершенно не учтено. Поэтому в данном случае нельзя пользоваться этой формулой. При наличии процессов мутирования равновесие никогда не наступает, а число мутантов непрерывно возрастает, если этому не препятствует естественный отбор, снижающий (до известной степени) численность неблагоприятных мутаций и с огромной скоростью увеличивающий число благоприятных мутаций, которые затем вытесняют исходную форму во всей популяции.

Вопрос о скоростях распространения мутаций в популяциях подвергался тщательной разработке при помощи математических методов в исследованиях Фишера, Райта и Холдена. Из выводов этих авторов отметим лишь заключение Холдена о том, что благоприятная комбинация нескольких неблагоприятных генов не может рассчитывать на быстрое распространение, если не произойдет резкого временного ослабления естественного отбора. Однако это касается обычных крупных мутаций, вредность которых имеет явно элиминирующее значение. Надо сказать, что математическая теория естественного отбора вряд ли может дать много новых выводов, поскольку эти выводы всегда основываются на ряде предпосылок, иногда достаточно произвольных. Результат предreshается именно характером этих предпосылок.

К этим вопросам можно подойти ближе при рассмотрении экспериментального материала и при исследовании изменений конкретных популяций в природе. Эти исследования показывают, что процесс образования благоприятных комбинаций идет так быстро, что без труда наблюдается в лабораторных культурах, как это было разобрано в предыдущем разделе. Быстрота комбинирования обеспечивается не только скрещиваниями, но, главным образом, интенсивным действием естественного отбора. Однако без непрерывного скрещивания эти комбинации не могли бы возникать и, следовательно, процесс естественного отбора не имел бы достаточно широкого поля действия. Значение скрещивания выступает ясно, если сопоставить процессы преобразования форм у организмов с нормальным половым размножением (амфимиксис) и процессы их преобразования у организмов, размножающихся исключительно бесполом путем, партеногенетически, или путем самооплодотворения (аутомиксис). Только у первых мы наблюдаем эволюцию целых популяций и настоящее видообразование, ведущее к созданию действительно новых форм организации. Во втором случае эволюция по

меньшей мере затруднена. При партеногенезе и самооплодотворении мы нередко видим дифференциацию, распад вида на множество вполне стойких форм, различающихся друг от друга по ряду признаков и по-разному скомбинированных в отдельных линиях. Особенно хорошо это видно у самоопыляющихся и апогамных растений, которые распадаются на многие элементарные виды, как это уже давно описано А. Жорданом для крупки *Draba verna*, дающей до 150 стойких форм. С точки зрения генетики это вполне понятно, так как при переходе к систематическому самооплодотворению вида, возникшего обычным путем и представляющего, следовательно, форму всегда гетерозиготную по многим признакам, неизбежно должен произойти процесс расщепления с постепенным выделением всех возможных гомозиготных форм (из которых сохраняются, конечно, лишь жизнеспособные). По окончании этого процесса прекратится дальнейшая дифференциация, за исключением лишь возникновения отдельных мутаций (которые, однако, не смогут вступить в новые комбинации). Распад вида не представляет здесь творческого процесса, а является лишь выделением форм, образовавшихся в результате мутационного процесса.

Комбинирование мутационных изменений представляет собой важнейший процесс, дающий основной материал для прогрессивной эволюции путем естественного отбора наиболее благоприятных комбинаций.

Естественный отбор комбинаций

Теперь мы можем значительно уточнить понимание механизма действия естественного отбора. Обычно предполагается, что эволюция является результатом простого суммирования больших и малых положительных мутаций и что в итоге этого суммирования вырабатываются положительные в данной обстановке, т. е. приспособительные, признаки организации. Такой простой механизм эволюции допустим лишь по отношению к наиболее простым организмам (бактерии, некоторые простейшие). Что же касается более сложных форм, то в сущности нет данных о том, чтобы когда-либо возникали новые вполне благоприятные мутации. Это и невозможно допустить для такой сложной и целостной структуры, приспособленной к известной среде, каковой является многоклеточный организм. Отдельное изменение известной части и какой-либо функции может при данных уже установившихся условиях существования только повредить его целостности и приспособленности. Все новые мутации, возникшие в экспериментальных условиях, вредны в тех или иных отношениях. В естественной природе они, как правило, не встречаются, так как они гибнут в борьбе за существование. Встречаются лишь, и притом нередко, довольно устойчивые индифферентные, а иногда и благоприятные отклонения характера мутаций. Это,

однако, не новые простые мутации, а результат длительного исторического преобразования некоторых мутаций (возникших, вероятно, как вредные отклонения, сохранявшие свою жизнеспособность в гетерозиготном состоянии) путем естественного отбора дополнительных малых мутаций, т. е. путем установления благоприятных комбинаций. Теоретически можно допустить возникновение новых индифферентных мутаций лишь для более автономных систем органов, например для покровов, и ряда внешних признаков, как окраска или скульптура, различные придатки и т. п., изменение которых мало влияет на существующую организацию. *Оперируя же только фактами, приходится признать, что почти все новые мутации вредны.* Правда, при изменении среды вредная мутация могла бы оказаться индифферентной или, быть может, даже полезной. Однако последнее возможно в основном только для маловажных внешних признаков. Переход от неблагоприятных мутаций к благоприятным их комбинациям теоретически возможен и частично осуществлен экспериментально. Так, Гонзалес [Gonsalez, 1923] добился некоторого продления жизни дрозофилы путем комбинирования трех мутаций, обладающих уменьшенной жизнеспособностью по сравнению с дикой формой (впрочем, одна из этих мутаций давала увеличение продолжительности жизни у самца). Однако нужно помнить, что продление жизни касалось лишь мух, живущих в лабораторных условиях (дефекты в строении крыла делают их совершенно неспособными к жизни на воле), и, кроме того, «благоприятная» комбинация обладала вдвое меньшей плодовитостью по сравнению с дикой формой.

Подобным образом Тимофеев-Ресовский (Timofeeff-Ressovsky, 1934) получил комбинации мутаций с повышенной жизнеспособностью у *Drosophila funebris* (eversae — singled с 103% вылупления по сравнению с дикой) и комбинацию с почти нормальной жизнеспособностью (miniature — bobbed с 97% вылупления) из мутаций, которые в отдельности обладают заметно сниженной жизнеспособностью (miniature 70% и bobbed 85%). Кюн [Kühn, 1935] нашел то же самое у амбарной огневки (*Ephestia kühniella*): красноглазая раса обладает пониженной жизнеспособностью, однако в комбинации с другой мутацией, которая преобразует красные глаза в фиолетовые, прозрачные, жизнеспособность полностью восстанавливается.

Дж. Холден показал, однако, ничтожную вероятность распространения в природе благоприятной комбинации нескольких мутаций, которые в отдельности неблагоприятны. Очевидно, и на таких редких случаях также нельзя построить общей теории эволюции. Многие авторы предполагают, что малые мутации в большинстве индифферентны или даже могут быть благоприятными. В пользу этого нельзя привести серьезных доводов. Можно лишь допустить, что во многих случаях их вредность так

мала, что не приводит к заметному увеличению смертности (особенно в гетерозиготе) или что в известных уклоняющихся условиях они даже благоприятны. Такие мутации довольно свободно накапливаются в популяции и свободно между собой комбинируются. Из этих комбинаций некоторые могут оказаться благоприятными и в обычных условиях существования.

Механизм естественного отбора можно, оставаясь на базе фактов, представить себе лишь следующим образом. Всякие не слишком вредные мутации (т. е. заметно не увеличивающие смертность гетерозиготной формы) накапливаются в популяции. В процессе естественного отбора наиболее стойких особей происходит все время обезвреживание этих мутаций (через комбинирование с другими и преобразование в индифферентные, которые могут затем появиться и в гомозиготном состоянии). При изменении среды известные индифферентные мутации, и в особенности их более сложные комбинации, могут приобрести значение благоприятных изменений. Тогда они начнут быстро распространяться. Дальнейшее комбинирование будет способствовать уничтожению всех остатков вредных проявлений в гомозиготных особях (по главной мутации). Таким образом, эволюция идет не путем суммирования благоприятных мутаций и даже не путем простого суммирования индифферентных мутаций, а посредством непрерывного комбинирования безразличных, а также вообще малых мутаций, под непрерывным контролем естественного отбора. Только таким комбинированием достигается их обезвреживание, в результате которого в популяции накапливается резерв многочисленных индифферентных мутаций. Точно так же могут фиксироваться и отдельные более крупные мутации, если их вредность сопровождается некоторыми положительными выражениями. При всяком изменении среды происходит мобилизация этого скрытого резерва обезвреженных, т. е. теперь уже индифферентных, мутаций, часть которых может в новых условиях получить положительное значение.

Каждый положительный признак (реакция) достигается не суммированием положительных мутаций, а коренной переработкой отрицательных и индифферентных мутаций в процессе их непрерывного перекомбинирования под контролем естественного отбора. Естественный отбор играет и здесь роль не суммирующего, а интегрирующего фактора.

В результате сказанного механизм действия процессов мутирования, комбинирования и естественного отбора представляется в следующем виде.

1. При постоянной среде происходит:

1) накопление мутаций (не очень вредных) в гетерозиготном состоянии;

2) обезвреживание мутаций через их комбинирование (отбор модификаторов);

3) образование большого скрытого резерва индифферентных (обезвреженных) мутаций при относительно неизменном фенотипе.

II. При изменении среды:

1) часть индифферентных мутаций, и в особенности их комбинации, получают преимущества перед исходной формой;

2) выявляются все новые благоприятные комбинации в гомозиготном состоянии;

3) происходит отбор наиболее благоприятных комбинаций и установление нового генотипа, ведущего к развитию адаптивно (соответственно новой среде) измененного фенотипа.

Значение основных факторов эволюции

В заключение нашего разбора основных факторов эволюции мы не можем не отметить, что различное понимание роли отдельных факторов в процессе эволюции — изменчивости и наследственности, естественного отбора, скрещивания и изоляции — в значительной мере обусловлено различным пониманием самой эволюции.

Если мы будем понимать под эволюцией любое историческое преобразование организма, то, быть может, мы припишем главное значение *изменчивости* организма как основному условию, без которого эволюция действительно невозможна. Если же мы отмечаем образование новых прогрессивных форм жизни, закономерную направленность эволюционного процесса по пути приспособления организма к окружающей среде и все возрастающую активность организмов в использовании средств этой среды, то мы неминуемо должны признать основным фактором эволюции процесс *естественного отбора* наиболее приспособленных особей.

Либо, если мы будем понимать под эволюцией процесс дифференциации известного вида организмов, его расчленение, расхождение признаков и дивергенцию, ведущую ко все возрастающему многообразию существующих форм жизни, то мы припишем значение основного условия эволюции различным формам *изоляции* (включая дарвиновскую изоляцию через отмирание исходной формы).

Большинство разногласий в этом случае поконится на недостаточно точном определении понятий, которые в биологии вообще, и в данном случае в особенности, с трудом поддаются резкому разграничению, благодаря сложному взаимодействию факторов, существованию действительного многообразия и наличию переходов между различными формами эволюции.

Во всяком случае, мы еще раз отмечаем, что изменчивость без какого бы то ни было отбора приводит лишь к дезинтеграции, т. е. к распаду органических форм. Наследственная измен-

чивость есть необходимое условие эволюции, но не ее движущая сила. Точно так же и изоляция сама по себе ведет лишь к распаду вида на подчиненные таксономические группы в пределах прежнего типа (подобно распаду *Draba verna* на элементарные виды или «жорданоны»). Лишь когда вступает в действие процесс естественного отбора, начинается подлинное творчество новых форм жизни на базе материала, подготовленного как изменчивостью и наследственностью, так и скрещиванием и изоляцией.

6. Корреляции

Корреляции, или взаимозависимости, в развитии частей, а следовательно, и взаимозависимости в их изменениях, т. е. явления соотносительной изменчивости, имеют огромное значение в процессе эволюции, как это было отмечено еще Дарвином. Если комбинирование мутаций, а тем более комбинирование признаков, является необходимым условием эволюции, то *благоприятные комбинации должны быть определленно закреплены*, они должны быть *спаяны между собой* и проявляться всегда совместно. Наиболее простые формы такого совместного проявления признаков представляют явления сцепления. Такого рода связи создаются в результате естественного отбора мутаций, обусловленных изменениями генов, локализованных в одних и тех же хромосомах. Устанавливаемые таким путем связи были мною обозначены как геномные корреляции. В тех случаях, когда последние основаны на явлениях сцепления, они не обладают особо значительной прочностью, так как возможны нарушения сцепления при разрывах и транслокациях хромосом (при скрещивании с неизменной формой возможны и разрывы при перекресте хромосом). Прочнее — взаимозависимости, основанные на плейотропном действии отдельных генов. Однако совершенно невероятно, чтобы различные проявления одного гена были хотя бы в какой-либо мере благоприятными. Поэтому явления плейотропии могут быть включены в процесс эволюции лишь через дополнительный подбор модификаторов (меняющих различные их проявления), связь которых с данным геном должна быть обеспечена теми же явлениями сцепления, т. е. их локализацией в той же хромосоме.

У животных со сложными процессами индивидуального развития устанавливаются, однако, и новые формы зависимости. Более тесная связь между морфогенетическими процессами становится в процессе эволюции условием для нормального течения всего онтогенеза. Морфогенетические зависимости определяют, по меньшей мере, точное место и время закладки органа, они нередко определяют протяженность этой закладки и даже ориентировку тонких гистологических структур. Таким образом, взаимозависимости развивающихся частей определяют правиль-

ность топографических, объемных, структурных, а, следовательно и функциональных соотношений. Изменение положения или размеров одной части приводит к согласованному изменению положения или размеров других частей организма. При уклонениях в процессе развития, определяемых мутацией, т. е. изменением гена, выявляется целая цепь морфогенетически между собой связанных изменений в различных частях организма, следовательно налицо **плейотропный эффект** изменения отдельного гена. Однако этот плейотропизм имеет несколько иной механизм действия, чем, например, плейотропизм различных генов у дрозофилы, у которой мы не находим явных зависимостей между морфогенетическими процессами, и развитие имеет хорошо выраженный «мозаичный» характер. Мы должны допустить, что и здесь имеются зависимости. На это указывает самое существование явления плейотропного действия генов. Однако эти зависимости определяются процессами, быть может, биохимического характера, протекающими еще в самом яйце или, позднее, внутри клеток или групп однородных клеточных агрегатов. Изменение известной части организма определяется процессами, протекающими внутри этой части.

У позвоночных животных достигает очень большой сложности именно система морфогенетических зависимостей. Развитие организма приобретает регуляторный характер. Изменение отдельной части его зависит не только от процессов, протекающих в этой части, но и протекающих в других, обычно соседних частях. Через эти взаимозависимости происходит регулирование соотношений, приобретающее особенно большое значение при всех уклонениях от нормы.

Обычный плейотропизм, как, например, у дрозофилы, является скорее тормозом в эволюции, так как отдельное, быть может, благоприятное, мутационное изменение сопровождается целым рядом других, почти всегда неблагоприятных изменений, которые могут быть обезврежены только путем дальнейшего подбора модификаторов.

Между тем плейотропизм, основанный на существовании морфогенетических корреляций, нередко сразу приводит к согласованному изменению всего организма или, по крайней мере целого ряда структурно и функционально более тесно связанных образований. Такие морфогенетические корреляции не только не препятствуют, но, наоборот, способствуют более быстрой, и притом гармонической, перестройке всего организма в процессе эволюции. Еще большее значение имеют в этом смысле нормальные функциональные связи между частями организма, которые нередко обладают также морфогенетическим (или, по меньшей мере, трофическим) значением. В случае наличия эргонтических корреляций наблюдается сразу вполне согласованная перестройка функционально связанных частей. Эта перестройка касается

обычно более тонких структур и падает на более поздние стадии развития организма, когда он уже вступает в фазу своей дефинитивной функциональной деятельности. Конечно, и эти процессы перестройки, если они связаны с наследственным изменением какого-либо гена, мы должны, с точки зрения генетики, отнести за счет проявления плейотропного его действия. В этом случае обусловленность всей цепи изменений изменениями одного гена является лишь косвенной.

Наличие коррелятивных зависимостей регуляторного характера (а такие зависимости создаются постепенно, лишь в процессе длительной истории организмов) является моментом, чрезвычайно облегчающим процесс эволюции. Такие корреляции значительно повышают пластичность организма и позволяют ему с гораздо большей скоростью перестраиваться в целом соответственно требованиям изменяющейся среды.

Резюмируя сказанное, следует отметить, что наличие явлений плейотропного действия генов, вообще говоря, является скорее тормозом эволюции. Однако, если этот плейотропизм покоится на морфогенетических или эргонтических взаимозависимостях регуляторного характера, то он, наоборот, способствует очень быстрой перестройке организма. Для позвоночных животных характерно накопление таких регуляторных процессов и постепенное усложнение системы морфогенетических и эргонтических корреляций в процессе их эволюции. Это обеспечило возможность их быстрого морфофизиологического прогресса. Само установление новых корреляций возможно лишь в результате процесса естественного отбора, на базе отдельных мутационных изменений, сопровождающихся явлениями плейотропизма. Естественный отбор всегда будет идти в направлении нейтрализации вредных проявлений плейотропизма. Однако фиксирование благоприятных комбинаций возможно, очевидно, лишь в том случае, если отдельные изменения касаются различных генов, входящих в одну группу сцепления (т. е. локализованных в одной хромосоме). Таким образом, постоянно создаются благоприятные корреляционные механизмы типа геномных корреляций. Они не обладают большой прочностью и могут быть разорваны. Им на смену идут в процессе эволюции другие зависимости, которые мы называем морфогенетическими и эргонтическими. Эти последние проявляются в онтогенетическом развитии и создаются всегда в процессе исторического развития данных организмов.

Во всяком случае, явления коррелятивной зависимости, имеющие большое значение в процессе эволюции, сами создаются в этом же процессе, причем решающим фактором здесь является естественный отбор наиболее жизнеспособных особей, в которых неблагоприятные проявления отдельных мутаций подавляются действием других мутаций. В процессе эволюции под контролем естественного отбора происходит сложное преобразование мута-

ций с использованием связей между генами и с установлением новых связей между морфогенетическими процессами и, соответственно, — полная перестройка всего онтогенеза в целом. Естественный отбор выступает в роли интегрирующего фактора, объединяющего и согласовывающего процессы развития отдельных частей и структур в одном целостном организме. В результате создаются более стойкие организации, спаянные сложной системой морфогенетических корреляций.

Такая организация непрерывно видоизменяется в своих деталях. Непрерывно, и притом с относительно большой легкостью, перестраивается и генотип. Возможность нейтрализации вредного проявления отдельных мутаций путем естественного отбора соответственных модификаторов показывает возможность изменения генотипа даже без изменения видимой организации. Поэтому мы считаем, что относительная стойкость органических форм в наиболее глубоких своих основах покоится не на стойкости генотипа, а на сложности системы корреляций, связывающей организм в одно целое и не допускающей ее заметного нарушения без летальных последствий для самого организма [подробнее см. Шмальгаузен, 1938a].

7. Индивидуальная адаптация (аккомодация)

Затронутые в предыдущем изложении вопросы уже довольно близко подводят к проблеме индивидуальной адаптации организма. Если организм обладает морфогенетическими и эргоническими механизмами регуляторного характера, то он, очевидно, может как целое согласованно реагировать не только на наследственное изменение известной части, но и на изменение, вызванное факторами внешней среды. Во многих случаях нас действительно поражает высокая степень индивидуальной приспособляемости растений и животных к окружающей их среде. Поскольку эта приспособляемость покоится на очень сложных коррелированных изменениях всего организма, который адекватно реагирует на изменение среды не только в определенных признаках, непосредственно связанных с известными факторами этой среды (в эктосоматических органах), но и всей своей организацией, мы не можем ее рассматривать как первично данное свойство живых организмов. Как уже указывалось в самом начале изложения, адаптивная модификация устанавливается всегда на базе исторически выработавшейся наследственной структуры, т. е. она всегда есть результат определенной *унаследованной нормы реакции*. Но только теперь, рассмотрев вопрос о значении и возникновении корреляций, мы можем представить, как собственно должна быть сложна эта исторически сложившаяся база, чтобы сделать возможной *адекватную* реакцию всего орга-

низма в целом на известное изменение внешней среды. Это — сложнейшая проблема эволюционной теории. И в высшей степени странным недоразумением являются все еще возобновляемые попытки ламаркистов положить эти сложнейшие реакции в основу объяснения всего процесса эволюции. Способность организма целесообразно реагировать на изменения внешней среды представляет собой *результат* эволюционного процесса, и никак не может быть рассматриваема как его предпосылка (основное «свойство» всего живого, по представлениям ламаркистов). Наиболее совершенные формы индивидуальной приспособляемости животных и растений мы встречаем только у наиболее высоко стоящих организмов.

Известны весьма многочисленные приспособительные реакции растений на изменения ряда факторов внешней среды: освещение, влажность, температура. Наиболее сложные формы таких реакций свойственны, по-видимому, лишь высшим растениям. По крайней мере все классические примеры влияния среды на структурные особенности растений относятся к высшим формам: горные и долинные формы, колючки вместо листьев у суккулентов, амфибиотический диморфизм и т. п. Во всех этих случаях вполне ясно выступает историческая обоснованность этих реакций. Особенно характерно в этом отношении значение длины светового дня для вегетации растений. Потребности растений в этом отношении нередко удивительно точно соответствуют нормальной длине светового дня в той широте, где растения исторически развивались, и в то время года, когда нормально достигалась известная стадия их развития. Подобные реакции известны и у животных (половое созревание птиц). Это, несомненно, также довольно сложная реакция. У низших растений преобладают более простые реакции, в виде элементарных регулирующих процессов роста в зависимости от направления освещения, соотношений во влажности среды, свойств субстрата и т. д. Такие реакции, известные под названием различных «тропизмов» (фототропизм, геотропизм, стереотропизм и др.), наблюдаются и у сидячих животных (особенно у гидроидов). У животных известны реакции изменения окраски в соответствии с окраской окружающей среды (куколки некоторых бабочек, некоторые рыбы и амфибии). Эти реакции достигают наибольшего совершенства у более высоко стоящих животных (хамелеон). У птиц и млекопитающих известны сезонные изменения окраски перьев и шерсти, а также сезонные изменения густоты покрова из перьев и шерсти. В некоторых случаях эти реакции обуславливаются более или менее прямым влиянием температуры (густота шерсти).

Большую сложность представляют косвенные влияния изменений среды через изменения более активных форм деятельности животных. Они позволяют животному целесообразно реагиро-

вать не только на некоторые изменения физических факторов, но и на перемену биологической обстановки. Функциональные преобразования органов животных имеют нередко ярко выраженный целесообразный характер («кинетогенез» ламаркистов). Функциональные структуры соединительнотканых образований, тонкое строение кости, форма и величина частей скелета, форма суставов — все эти признаки оказываются в высшей степени пластичными и легко преобразовываются соответственно измененной функциональной нагрузке. Не менее известны явления усиления мышц в результате упражнения и даже явления разрастания нервных центров (на более ранних стадиях развития). Все эти «непосредственные» приспособления известны в особенности у высших животных. Они являются выражением широкой способности к адаптивным реакциям, выработавшейся в результате длительной истории организмов. Еще большее значение имеет в процессе индивидуального приспособления к меняющейся обстановке (как неорганической, так и биотической) возможность изменения животным своего поведения. Легкая обратимость таких реакций дает возможность постоянной перестройки соответственно требованиям данного момента и делает, таким образом, организм особенно пластичным, легко приспособляющимся к различным, часто совершенно новым, условиям существования. И в этом случае мы находим высшие формы индивидуальной приспособляемости только у высших животных. У низших организмов — это простая регуляция направления движения соответственно градиенту относительно простых раздражителей (свет, температурный градиент, концентрация солей и т. п.) — явления, известные под названием «таксисов»: фототаксис, термотаксис и т. п. У более совершенных животных имеется гораздо более сложный аппарат, регулирующий их поведение через посредство нервной системы и органов чувств. Система инстинктов достигает наибольшей сложности и целесообразности у высших беспозвоночных (насекомых) и у позвоночных. Еще более совершенная форма индивидуальной приспособляемости развивается у высших позвоночных (млекопитающих), особенно у высоко организованных их представителей: копытных хищных, приматов. Их высшая нервная деятельность, основанная на установлении сложнейшей системы условных рефлексов, обеспечивает необычайную гибкость индивидуальных реакций на самые различные изменения всей окружающей обстановки. В результате эволюции деятельность животного приобретает характер все более разумного поведения, точно отвечающего требованиям данного момента.

Высшие формы индивидуальной приспособляемости мы наблюдаем действительно только у высших форм жизни, являющихся продуктом длительной истории, сопровождающейся усложнением и расширением их унаследованной «нормы реакций».

При этом изменяется, однако, и форма реакции: первоначальные грубо структурные изменения (особенно развитые у растений) заменяются более тонкими и все более легко обратимыми структурно-физиологическими реакциями (особенно у млекопитающих).

Индивидуальная приспособляемость имеет огромное значение для жизни растений и животных. Она позволяет им изменять свою организацию, свои функции и, наконец, свое поведение соответственно изменчивой внешней обстановке, которая обычно по-разному складывается для отдельных особей. В особенности различно складываются условия для индивидуальной жизни растений, семена которых, разносимые ветром или животными, случайно попадают на различную почву, в различные условия влажности и освещения. Огромное количество семян при этом гибнет, не находя необходимых условий для своего прорастания и дальнейшего развития растения. Поэтому возможность приспособительного изменения структуры (а следовательно, и функций) приобретает у них исключительное значение, увеличивая возможность переживания в несколько отличных условиях и расширяя тем самым область распространения данной формы. У животных приспособление к условиям неорганического окружения путем структурных изменений имеет гораздо меньшее значение, так как животные (в большинстве случаев) могут менять свою обстановку путем активного перемещения в более подходящие условия почвы, влажности, растительного покрова и т. д. Поэтому их адаптивные реакции выражаются в морфологических изменениях в меньшей мере, чем у растений. Тем большее значение приобретают изменения в функциях (сопровождаемые, конечно, и структурными изменениями), в особенности в случае легкой обратимости их, так как они позволяют животному многократно и иногда систематически мигрировать, менять свою обстановку соответственно обстоятельствам данного времени. Мы должны рассматривать наиболее легко обратимые реакции поведения как высшую форму индивидуального приспособления, максимально обеспечивающую переживание отдельных особей при меняющейся обстановке. Эти изменения обстановки могут иметь характер случайных или сезонных колебаний, но могут стать и постоянными. Если геологические, а соответственно и климатические, изменения происходят в природе относительно медленно, то их биологические последствия могут сказываться в виде чрезвычайно бурных процессов. Представим себе процесс соединения двух материков; после установления связи между ними немедленно начнется двусторонняя миграция, взаимное проникновение различных по происхождению флоры и фауны. Между тем появление даже и одной новой формы, если условия для ее размножения окажутся благоприятными, может иметь характер катастрофы для целого ряда местных организ-

мов. Бурный характер такого вторжения новых форм виден на многих примерах произвольного внесения человеком сорняков и вредителей в новые области.

Однако несомненно, что чрезвычайно быстрые изменения биологической обстановки создаются нередко и в силу самого процесса эволюции, даже и без особо заметных геологических и климатических изменений. Если одна какая-нибудь форма приобретает известные общие преимущества в борьбе за существование, которые ей позволяют захватить новые места в природе, то она очень быстро начнет вытеснять другие формы, а вместе с тем начнет изменять все соотношения организмов, всю биотическую (а иногда и неорганическую и климатическую) обстановку. Произойдет очень быстрое изменение условий существования для огромного количества форм.

Во всех случаях такого быстрого изменения среды различные недостаточно пластичные организмы стоят перед опасностью вытеснения или даже полного вымирания. Индивидуальная приспособляемость в этом случае дает виду огромные преимущества, позволяя ему очень быстро приспособиться к новой обстановке и найти в ней возможные для себя условия существования (новую подходящую «нишу»). Это — первые шаги дальнейшего преобразования вида в более медленном процессе эволюции. Непосредственная индивидуальная приспособляемость организмов, возникающая в связи с изменчивостью условий существования вообще, приобретает особое значение при коренном изменении внешней среды. Эта приспособляемость позволяет им пережить много подобных изменений (в модифицированном виде), пока не установятся более прочные наследственные изменения, которые не всегда происходят с достаточной скоростью, и поэтому нередко ведут виды к вымиранию.

Переходя к оценке возможной роли модификационных изменений в эволюции, разберем сначала морфофизиологический механизм животных в адаптивной эволюции. Наиболее очевидной характеристикой морфофизиологического прогресса является, как сказано, прогрессивная дифференциация организма. *Дифференциация ясно связана с разделением и сменой функций*, т. е. с приспособлением организма к разным сторонам окружающей его среды. Имеется много примеров зависимости дифференцировки от факторов внешней среды. Приведем типичные.

1. Первая дифференцировка тела многоклеточного организма на эктодерму и энтодерму, т. е. образование первичных покровов и первичной кишки, связана с установлением различных отношений к внешней среде и разделением функций питания и защиты.

2. Дифференцировка покровов на эпидермис и органы чувств связана с разделением первичных функций покровов — защиты и чувствительности.

3. Образование органов водного дыхания и развитие кутикулы у червей связаны с дальнейшим разделением и специализацией функций газообмена и защиты.

4. Обособление плавников у позвоночных обусловлено разделением функций локомоторной и направления движения.

5. Образование челюстного аппарата из первичножаберного у позвоночных обусловлено внесением новой функции — активного захватывания пищи.

6. Дифференцировка областей позвоночника явно связана с функциональной специализацией этих областей.

7. Разделение желудка у птиц на железистый и мускульный обусловлено разделением труда между его отделами.

8. Дифференцировка отдельных мышц осевого скелета или конечностей и т. п. всегда связана с усложнением функциональных соотношений.

Во всех этих случаях дифференцировка явно определяется разделением функций. Таким образом, *сама функция* преобразует орган. Как понимать это преобразование? Несомненно, что функция во многих случаях непосредственно преобразует орган в течение индивидуальной жизни животного. Можно привести много примеров таких модификаций. Кроме того, можно показать, что, собственно, все модификации являются, по сути, функциональными преобразованиями, если только под функциями понимать типичные формы жизнедеятельности на всех стадиях развития, т. е. иметь в виду и эмбриональные функции (классический пример «непосредственного» влияния внешних факторов: действие солей лития на развитие морского ежа выражается в нарушении нормального распределения и нормальной функции мезенхимных клеток — образователей личиночного скелета). Следовательно, мы должны признать, что сама функция модифицирует орган, и это не может не иметь значения для жизни особи, а следовательно, и для эволюции вида, так как эволюция определяется переживанием особей.

Мы не разбираем ближе характера модификационных, и в частности функциональных приспособлений. На основании сказанного раньше можно было бы думать, что в этом случае не получается, собственно, ничего нового — устанавливается лишь одна из возможных реакций в пределах исторически сложившейся «нормы». Эта реакция вполне определяется наследственной структурой организма (его генотипом) при данных условиях среды. И, однако, здесь в самом деле возможны и настоящие новобразования.

Разделение функций соответственно требованиям новой среды может непосредственно привести к новой дифференцировке, т. е. оно может сопровождаться новыми частными реакциями, устанавливаемыми на базе унаследованной нормы. Поясню это примерами. Известный комплекс лучевых мышц грудного плав-

ника костистых рыб дифференцируется у морского петуха (триглы) на довольно мощные отдельные мышцы, управляющие движениями первых обособленных лучей плавника, служащих для ползания, и задние лучевые мышцы, которые сохраняют обычное строение. Это — новая дифференцировка, обусловленная новой функцией передних лучей. Данные сравнительной анатомии мышечной системы позвоночных указывают на то, что всегда дифференциация функций между отдельными частями известной мышцы приводит к их обособлению. Особенно много таких дифференцировок произошло при переходе от рыб к наземным позвоночным. Работа отдельных мышечных пучков вызывает их обособление, перераспределение и развитие соответственно их нагрузке в данной обстановке. Это основано на общей унаследованной способности мышц позвоночных к приспособительному реагированию (и эта общая способность имеет, следовательно, уже свою историю). Однако усиление и ослабление данных пучков — это частная конкретная реакция, заново устанавливаемая соответственно данному распределению функций и, быть может, является совершенно новой при изменении отношений к внешней среде. Другой пример: способность эпидермиса высших позвоночных реагировать на постоянное давление и трение утолщением и образованием мозолей является их общим приобретением, имеющим значение весьма целесообразной реакции. Эта способность приобретена предками высших позвоночных, очевидно, в течение долгой борьбы за существование. Но отдельные мозоли на определенных местах тела образуются у животных заново соответственно тем условиям нагрузки, которые устанавливаются в данных соотношениях организма с окружающей средой. Обычно такие мозоли развиваются на подошвах ног, на коленях, локтях и т. п. Место их локализации определяется непосредственно функцией.

Мы должны отметить, что прогрессивная дифференциация осуществляется иногда под непосредственным влиянием изменения соотношений со средой и соответственно перераспределению функций между частями организма. *Адаптивная модификация выступает в роли дифференцирующего фактора эволюции.* Эти изменения в обычном смысле слова не наследственны. Однако мы знаем, что все подобные преобразования организма в процессе эволюции рано или поздно становятся наследственными. Это касается и упомянутых примеров. Дифференциация мышц грудного плавника триглы является, очевидно, наследственной. Кожа подошвы ног закладывается уже утолщенной у зародыша человека. Мозоли на локтевом суставе свиньи-бородавочника также развиваются уже у зародыша, т. е. независимо от их будущей функции.

Существует очень много примеров «параллелизма» наследственной и ненаследственной изменчивости, приводимых обыкно-

венно ламаркистами как доказательства наследования «приобретенных» измерений. На прилагаемой ниже таблице сопоставлены некоторые такие примеры.

Если мы не принимаем ламаркистского унаследования приобретенных изменений или перехода модификаций в мутации, то мы должны все же найти какое-то объяснение этих факторов. В процессе эволюции изменения, первоначально возникшие как модификационные, действительно, нередко заменяются сходными наследственными изменениями (именно — в том случае, если они имеют положительное значение, т. е. если они адаптивны и если условия среды достаточно устойчивы).

Мы вполне достоверно знаем один только механизм установления наследственных изменений — естественный отбор соответствующих мутаций. Кроме того, мы знаем, что мутации могут быть поразительно сходными с известными модификациями (т. е. что «соответствующие» в данном случае мутации довольно обычны). Гольдшмидтом получены путем температурных воздействий на определенные стадии развития плодовой мухи — дрозофилы модификации, вполне сходные с хорошо известными определенными мутациями. Гольдшмидт назвал их «фенокопиями». Фризен получил при действии рентгена на подобные «критические» периоды развития той же мухи также весьма сходные «рентгеноморфозы». Раппопорту удалось получить подобные же «хемоморфозы». С точки зрения механики развития это сходст-

Параллелизм модификационной и мутационной изменчивости

Автор	<i>Ненаследственное изменение развивается в зависимости от изменения внешнего фактора (модификации)</i>	<i>Наследственное изменение развивается в зависимости от изменения внутреннего фактора</i>
Гольдшмидт	Температурные «фенокопии» дрозофилы	Мутации дрозофилы
Фризен	Рентгеноморфозы дрозофилы	Мутации дрозофилы
Штандфус,	Температурный меланизм у бабочек	Наследственный меланизм у бабочек
Фишер и др.		
Гаррисон	Химический меланизм у бабочек	Наследственный меланизм у бабочек
Каммерер	Желтая форма саламандры	Salamandra maculosa var. taeniata
Шимкевич	Пресноводная форма <i>Artemia salina</i>	Branchipus
Семнер	Прямая зависимость между длиной хвоста и ушей и температурой среды у мыши	Короткие хвосты и уши северных грызунов
Бабак	Укорочение кишки головастиков при мясной пище	Короткая кишка плотоядных
Лехе	Мозоли в местах трения на коже млекопитающих	Мозоли бородавочника
Разные авторы	Усиление мышц при тренировке	Наследственное усиление важных мышц
Боннье	Горная модификация многих растений	Горные формы растений
Машковцев	Функциональная фрагментация легких у аксолотля	Автогенная фрагментация легких у жабы

во понятно. Если отдельная мутация означает изменение скорости и, следовательно, сдвиг во времени наступления известной морфогенетической реакции, то естественно, что подобное же изменение скорости течения известных процессов может быть обусловлено и различными внешними факторами (температура, рентген, химические соединения), если их действие падает на определенные «критические» стадии развития. Казалось бы (и этот взгляд действительно высказан), что фенокопия, т. е. модификация, копирующая известные мутации, не может иметь положительного значения в процессе эволюции, так как, входя в тот же фенотип, как и мутация, она может лишь замедлять действие естественного отбора и, следовательно, окажет тормозящее влияние на эволюционный процесс.

Однако, если первой реакцией организма на изменение среды является конкретное и определенное модификационное, а не мутационное изменение, то вполне логично будет, если мы подойдем к этому вопросу с противоположной стороны: станем говорить не о «фенокопиях», т. е. не о модификациях, сходных с мутациями, а о мутациях, сходных с полученными модификациями, которые можно назвать «генокопиями». Принимая дарвиновскую теорию, следует допустить, что замена в процессе эволюции ненаследственных модификационных изменений наследственными может идти по пути естественного отбора подобных «генокопий».

Из этого, однако, не следует, что мы адаптивную модификацию, подготовленную длительной предшествующей историей организма, приравниваем к элементарным модификациям, какими являются «фенокопии» дрозофилы, которые, конечно, не являются адаптивными. Общее между этими двумя формами модификаций лишь то, что они в своем развитии зависят от известных факторов внешней среды. С другой стороны, конечно, и «генокопии» дрозофилы не адаптивны. Только очень немногие «генокопии» могли бы в известных условиях послужить базой для развития адаптивных признаков (путем естественного отбора мелких дополнительных мутаций, определяемых генами-модификаторами, как будет видно из дальнейшего). Точно так же «фенокопии», как элементарные реакции организма на изменения внешней среды, только после длительного процесса отбора могли бы стать базой для какой-либо адаптивной реакции организма. Кроме того, если мы говорим об адаптивной модификации как о первой реакции организма на изменение среды, то этим мы не хотим сказать, что генокопии появляются впервые лишь после установления этой модификации. Они, несомненно, появлялись и раньше, еще в прежней среде, но тогда они были только вредными и не накапливались в явной форме. В новой же среде они частью (в некоторых своих выражениях) приобретают положительное значение, накапливаются в популяции и

становятся основой для развития новых признаков организма. Это — процесс очень медленный, между тем как адаптивная модификация устанавливается при смене среды в первом же поколении у всех особей. Только в этом смысле мы говорим о модификации как о первой реакции организма на изменение среды.

8. Стабилизирующий отбор

Естественный отбор может приобрести различные частные формы как это далее изложено в последнем разделе книги. Однако наиболее общее, почти универсальное значение имеет отбор особей по признаку максимальной жизнеспособности (стойкости) при данных, конечно, колеблющихся, условиях среды. Лишь в некоторых случаях большее значение приобретает отбор на максимальную плодовитость.

Естественный отбор всегда имеет точкой своего приложения реализуемую в данных условиях морфофизиологическую структуру организма, т. е. конкретный фенотип отдельных особей. Если условия внешней среды остаются на данном отрезке времени в общем постоянными (т. е. колебания в факторах среды имеют лишь случайный или периодический характер) и известный вид растений или животных приспособлен к этой «нормальной» для него среде, то фенотипы отдельных особей также подвергаются лишь случайным (или периодическим) изменениям. В среднем фенотип данного приспособленного вида остается постоянным, пока эта среда остается в среднем постоянной. Все мутации, заметно отклоняющие фенотип от приспособленной «нормы», оказываются в борьбе за существование в худшем положении и устраняются отбором. Естественный отбор в данном случае «охраняет норму» и является консервативным фактором, поддерживающим постоянство признаков вида (поскольку постоянны внешние условия).

В пределах «нормального» фенотипа возможно, однако, и накопление мутаций. Не все мутации достаточно заметно выражены, чтобы быть прямо вредными, и во всяком случае в известных комбинациях мелких мутаций видимые отличия отдельных особей могут иметь вполне индифферентный характер. Важнее, однако, то, что некоторые комбинации таких мутаций могут и вовсе не иметь фенотипического выражения, иными словами такая особь (и, в частности, взрослое животное) ничем не будет отличаться от «нормы». Для отдельной гомозиготной мутации это, очевидно, невозможно, так как всякое изменение внутренних факторов развития должно привести хотя бы и к малому изменению морфофизиологических свойств особи. Однако комбинация двух или нескольких изменений с различным действием может, очевидно, привести к взаимной нейтрализации отклонений в процессах развития и к устранению тех изменений, ко-

торые могли бы быть вызваны каждым изменением в отдельности. При некоторых комбинациях мутаций с видимым проявлением их фенотипическое выражение может быть полностью (либо почти полностью, либо на известных стадиях онтогенеза) устранено. Факты такого рода известны, и притом не только в отношении дрозофилы.

В результате накопления мутаций, при одновременной элиминации всех заметных отклонений от нормального фенотипа, происходит отбор таких комбинаций, в которых их выражение более или менее полно погашается по крайней мере для сформированного организма. Вследствие этого происходит постоянная перестройка генотипа без заметного изменения фенотипа.

Эта перестройка может быть связана и с известным изменением в ходе развития организма, если они не ведут к изменению взрослой формы, т. е. если они «регулируются» в процессе онтогенеза. Такого рода регулируемые индивидуальные отклонения действительно встречаются, и филогенетическая перестройка онтогенеза при сравнительно небольших изменениях взрослой формы представляет хорошо известное явление.

В результате естественного отбора форм (комбинаций мутаций), совпадающих по своему фенотипу с уже установившейся для данных условий внешней среды приспособленной «нормальной» формой взрослого животного, происходит, следовательно, непрерывная перестройка генотипа с его механизмом передачи наследственных свойств и механизмом осуществления наследственных задатков, т. е. всего процесса индивидуального развития организмов.

Структура и физиологические свойства яйца, а также весь процесс индивидуального развития организма, могут перестраиваться без заметного изменения взрослой формы. Этот процесс идет постоянно, в результате как бы автоматически действующего естественного отбора мутаций, не выходящих за пределы установившейся нормы зрелого организма. Однако естественный отбор в этих случаях влияет более активно на процесс эволюции эмбриона. Изменения процессов онтогенеза не идут по случайным путям. При разных возможных изменениях онтогенеза отбираются более прямые пути, по которым один и тот же конечный результат достигается с большей скоростью и с меньшей затратой энергии и питательного материала. Процесс онтогенеза будет непрерывно «совершенствоваться» и, конечно, под знаком приспособления к условиям развития эмбриона и личинки. Вместе с тем и по отношению к взрослой форме мы ведь совершенно условно, для упрощения, приняли, что данный организм вполне приспособлен к данной среде и что последняя заметно не изменяется. В самом деле, идеальной адаптации вообще не существует и для каждого организма возможны различные пути его дальнейшего совершенствования и при неизменной среде. При

известной остроте борьбы за существование такое совершенствование с той или иной скоростью будет продолжаться и в относительно константных условиях существования. Наконец, и последние, хотя иногда и медленно, но все же изменяются, а следовательно, и взрослая форма должна изменяться. Во всех этих случаях эволюция идет под контролем обычной «ведущей» формы естественного отбора.

Мы, однако, подчеркиваем, что эволюция половых клеток и эволюция онтогенеза может в некоторых случаях идти с большей быстротой, чем эволюция взрослой формы, и в этой непрерывной перестройке немалую роль играет процесс естественного отбора комбинированных мутаций, не отличающихся по фенотипу взрослого организма от исходной формы.

Такой естественный отбор мы называем *стабилизирующим отбором*, так как он приводит к образованию более устойчивых форм, относительно менее зависящих от случайных отклонений в факторах внешней среды. Мысль о значении такого рода отбора принадлежит зоопсихологам Ллойдю Моргану и Дж. Болдуину, которые таким образом пытались объяснить возникновение инстинктов на базе индивидуально приобретаемых привычек. Отбор совпадающих вариаций Дж. Болдуин не совсем удачно назвал «органическим» отбором. К этим взглядам частично примкнул и палеонтолог Г. Осборн, употреблявший также выражение «гармонический» отбор. Л. Морган проанализировал эту форму отбора в несколько более узких рамках, чем это делается здесь, и придал ему фактически подчиненное значение в процессе эволюции. Он полагал, что адаптивная модификация является первичным изменением, создающим новую форму (функцию), а отбор совпадающих вариаций лишь фиксирует это изменение как наследственное. Между тем, всякая адаптивная модификация осуществляется всегда на базе нормы реакции, выработавшейся в процессе длительной предшествующей истории организма. Вместе с ламаркистами Л. Морган вынужден признать существование целесообразных реакций изначальным свойством всего живого (Л. Морган говорит о природной «пластичности»). Мы же подчеркиваем их постепенное развитие в длительной истории организмов под направляющим действием естественного отбора.

Еще более явный ламаркистский характер получила гипотеза органического отбора у Осборна. Однако при попытке совместить эту гипотезу с ламаркистскими представлениями она явно теряет всякий смысл. Так как среди зоологов стали известны главным образом лишь взгляды Осборна, то гипотеза органического отбора была дискредитирована и забыта. Эти гипотезы Осборна и Л. Моргана имели отчасти телеологическую окраску, поскольку они рассматривали адаптивную модификацию как средство для переживания периодов быстрого изменения усло-

вий существования. Однако у Болдуина мы находим вполне дарвинистические формулировки, а Паультон [Poulton, 1897] ясно высказывает мысль, что сама индивидуальная приспособляемость развивается в результате естественного отбора. Г. Конн [Copp, 1900] пытался использовать теорию органического отбора также для объяснения коадаптации органов. Наконец, Хедли [Headley, 1901] и Конн [Copp, 1900] указывают на значение приобретаемых привычек, обучения и сознания у высших животных как факторов, создающих новую среду, в которой развивается организм, причем естественный органический отбор частично приобретает значение искусственного.

Отвергая многие положения Л. Моргана и, особенно, Осборна, мы все же признаем существование отбора совпадающих вариаций и даже в более широком масштабе, чем эти авторы: не только для случаев резкого изменения среды, но и вообще при всех условиях существования. Вместе с тем мы признаем не подчиненное, а руководящее значение этого отбора. Это не значит, что стабилизирующий отбор является особым, совершенно новым, самостоятельным фактором эволюции. В нем выражается лишь одна из многих форм обычного естественного отбора. Однако на известном уровне развития организмов и их индивидуальной приспособляемости он получает большое значение как принцип, фиксирующий приобретаемые адаптации. Приспособительное изменение организма осуществляется тогда через индивидуальную аккомодацию, приобретающую значение переходного этапа в эволюции и увеличивающую филогенетическую пластичность организма.

Против признания теории отбора совпадающих вариаций приводились некоторые доводы. Указывалось, что «органический» отбор содержит в самом себе свое собственное опровержение, так как после установления адаптивной модификации соответствующие мутации теряют всякое селекционное значение. Это неверно, так как естественный отбор осуществляется не путем выбора положительных мутаций, а через элиминацию отрицательных. Только путем уничтожения неподходящих форм он приводит к сохранению приспособленных, независимо от того, как эти приспособленные формы развились — на основе ненаследственных изменений под влиянием факторов внешней среды, или на базе наследственных изменений. Последние будут иметь преимущества большей устойчивости.

Стабилизирующий отбор является фактором, фиксирующим известный фенотип и перестраивающим как наследственную базу (генотип), так и весь механизм индивидуального развития со всеми его системами реакций. Таким образом, в отношении организации фенотипически сложившейся формы он имеет, как будто, консервирующее значение. Однако это так кажется, пока мы рассматриваем вполне приспособленный организм в опреде-

ленных условиях существования. На самом же деле соотношения между организмом и средой всегда изменяются. Изменяется и фенотип организма, причем по-разному в разных особях. Стабилизирующий отбор будет всегда идти в направлении обеспечения надежного развития того из многих фенотипов, который оказывается максимально стойким и жизнеспособным при данных условиях среды.

Здесь возможны некоторые сомнения относительно роли, которую играет свободное накопление совпадающих мутаций (генокопий) в тех случаях, когда они не имеют каких-либо преимуществ перед соответствующей модификацией. Мы в настоящем изложении не считались с возможностью обратных мутаций, уничтожающих адаптивное значение генокопий. Если они будут возникать с такой же частотой, как и генокопии, то, казалось бы, никакого накопления последних не произойдет. Однако опыт показывает, во-первых, что у нормального «дикого» типа всегда преобладают отклонения, а обратные мутации — возвращение к дикому типу — встречаются неизмеримо реже. Кроме того, если бы и наблюдалась в отношении какого-либо признака одинаковая частота мутирования в двух противоположных направлениях, то совершенно невероятно, чтобы такие отклонения имели одинаковое положительное значение или, во всяком случае, также укладывались в рамки адаптированной формы. Если этого не будет, то мутации одного направления, выходящие за пределы адаптированной формы, будут элиминироваться, а тем самым противоположные «совпадающие» мутации будут все же накапливаться в популяции.

Кроме приведенных соображений не нужно, конечно, забывать и того, что сказано о большей устойчивости наследственного изменения по сравнению с модификационным (при известном постоянстве требований, предъявляемых средой). В огромном большинстве случаев это обеспечивает успех организмов в борьбе за существование и ведет к постепенному достижению преобладания наследственно измененной формы в данной популяции.

Стабилизирующий отбор является фактором, при помощи которого создаются механизм наследственности и весь механизм индивидуального развития любого организма. При перестройке последнего стабилизирующий отбор создает новый механизм развития измененного организма. В этой перестройке участвуют самые различные факторы. Почти всякое изменение существенных факторов среды так или иначе приводит к известным изменениям в индивидуальном развитии организма. Элементарные модификации редко имеют приспособительный характер. Если, однако, факторы окружающей среды претерпевают известные случайные или периодические изменения в различных направлениях, то организм в своих модификационных изменениях подвергается систематическому отбору на наиболее адекватные ре-

акции, соответствующие этим изменениям среды. В этом случае в процессе исторического развития организма вырабатываются наиболее адекватные формы реагирования, и модификационные изменения приобретают адаптивный характер. Если теперь произойдет закономерное смещение факторов среды в известном направлении на длительное время, то организм будет на это реагировать столь же постоянным адаптивным модификационным изменением. Стабилизирующий отбор примет иное направление соответственно новым условиям, т. е. он будет поддерживать развитие того фенотипа, который окажется наиболее жизнеспособным в этих новых условиях.

Если организм дал сразу вполне совершенную адаптивную реакцию, то стабилизирующий отбор будет фиксировать этот новый вполне адаптированный фенотип, т. е. будет происходить перестройка всего механизма развития нового фенотипа. При этой перестройке перевес будут получать наиболее устойчивые (при случайных колебаниях факторов среды), наиболее экономные механизмы развития.

При установлении адаптивной модификации соответственно изменению факторов среды, раздражителями, определяющими развитие этой модификации, являются именно эти факторы среды. Модификация является реакцией организма на изменение внешних факторов. Между тем эти факторы подвержены многим случайным колебаниям.

При различных мутационных изменениях в процессе индивидуального развития возможны также мутации, выражающиеся в изменениях, подобных тем, которые наступают в результате изменений в факторах среды. Иными словами, возможны мутации, определяющие развитие того же фенотипа, который у других особей развивается лишь при наличии определенных условий среды (температуры, влажности, пищи, упражнения органов и т. п.). Стабилизирующий отбор сохранит такие мутации («генокопии»), не отличающиеся по своему фенотипу, и будет им особенно благоприятствовать, при условии их большей стойкости по сравнению с одноименными модификациями («фенокопиями»). И в первом случае будет происходить распространение нового наследственного изменения, но во втором случае оно произойдет с неизмеримо большей скоростью.

В результате накопления подобных мутаций постепенно создается наследственная база для автономного развития данного приспособительного изменения. Развивается новая, более устойчивая наследственная форма, независимая в своем выражении (фенотипе) от тех, все же всегда колеблющихся факторов внешней среды, которые ее собственно вызвали к жизни и сформировали первоначально как «ненаследственную» модификацию. Установление новой «наследственной» формы означает вместе с тем замену внешних факторов развития внутренними.

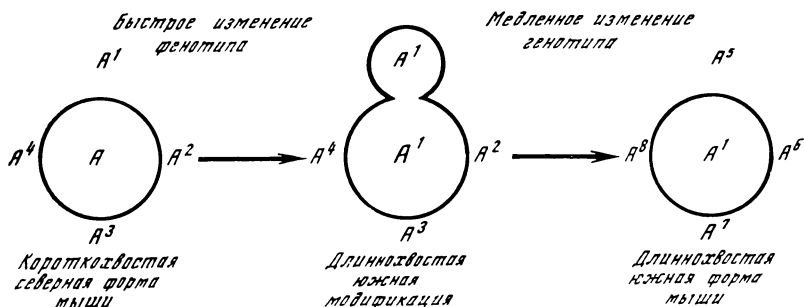


Рис. 1. Возможный путь образования географических форм у мышевидных грызунов

Форма *A* дает ряд неадаптивных при данных условиях мутаций *A*¹, *A*², *A*³, *A*⁴, которые непрерывно элиминируются. При переходе в иную среду форма *A* дает адаптивную модификацию (*A*¹). Вместе с тем приобретает адаптивное, и следовательно, селекционное значение ее генокопия (мутация) *A*¹, которая под покровом адаптивного фенотипа (*A*¹) накапливается и постепенно вытесняет исходный генотип (*A*) без видимого изменения его фенотипа (*A*¹). (Фенотипические изменения отмечены жирным шрифтом)

Поясним сказанное схемой (рис. 1), показывающей возможный путь образования географических форм у мышевидных грызунов. По опытам Семнера [Sumner, 1915] мыши, содержащиеся при повышенной температуре среды, рожают детенышей с длинными хвостами и увеличенными ушами. Эта модификация является адаптивной, так как хвост и уши у грызунов играют роль терморегулятора и увеличение их поверхности позволяет увеличить теплоотдачу до таких размеров, которые при низкой температуре среды были бы вредными. Предположим, что северная мышь переселилась в область с более теплым климатом. Тогда в первом же поколении произойдет указанная модификация. Кроме того, в новых климатических условиях начнется накопление и длиннохвостых мутаций мышей (*A*). Такие мутации изредка появлялись и раньше, но отсеивались отбором как вредные в условиях более сурового климата. Теперь же они приобрели положительное значение, так как предохраняют организм от перегревания. В то же время короткохвостые мутации, напоминающие прежнюю форму мыши (*A*), которая раньше предохраняла мышь от чрезмерной потери тепла, теперь становятся вредными, — они систематически элиминируются отбором. Под видом единого фенотипа длиннохвостых форм развивается гетерогенная популяция, в которой все большее значение приобретает мутационная, т. е. «наследственная» форма длиннохвостой мыши. Обе формы этого фенотипа — модификационная и мутационная — будут различаться по устойчивости своего выражения, так как длиннохвостость первой зависит в своем выражении от случайных уклонений температуры как раз во время

беременности матери, а длиннохвостость второй от этих уклонений не зависит. В этом случае относительное число уклоняющихся и, следовательно, элиминируемых особей среди модификационной формы выше, чем среди мутационной. Это способствует еще большему ускорению вытеснения длиннохвостой модификации мышью новой «наследственной» южной формой (A^1). В приведенной схеме как будто нет ничего нового, так как сама возможность адаптивной модификации развилась в процессе предыдущей истории (в результате естественного отбора в разнообразных климатических условиях). Однако генотип оказывается новым, он утратил некоторые свои реакции; в указанном примере теряется короткохвостая форма.

Кроме того, мы дополняем гипотезу тем (на схеме этого не видно), что данная модификация, не будучи в общем новой, поскольку она укладывается в рамки существующей общей нормы реакций организма, является вместе с тем новой в своей конкретной реализации, в качестве частной реакции (произошло, например, усиление некоторых определенных мышц и ослабление других), как мы это уже выше разобрали. Не переоценивая значения модификационной изменчивости, как это сделали, кроме ламаркистов, также Л. Морган, Г. Осборн и др., все же необходимо отметить дифференцирующее значение важнейших адаптивных реакций организма.

Мы принимаем существование конкретной *адаптивной модификации* лишь как одного из *переходных этапов на пути прогрессивной эволюции от общей исторически сложившейся нормы реакций к дифференцированным частным реакциям*. Конкретные дифференцированные реакции устанавливаются (через функциональные изменения, хотя бы эмбриональную) как ненаследственные модификационные изменения, в связи с различными сторонами данной (новой) среды, и затем фиксируются через естественный отбор соответствующих генокопий (т. е. через элиминацию уклонений). Большое преимущество этого пути развития заключается в том, что индивидуальная адаптация обеспечивает согласованность, т. е. целостность приспособления всего организма на всех этапах эволюции. Под «защитой» этой модификации идет затем внутренняя перестройка генотипа, т. е. всего наследственного механизма индивидуального развития.

Модификация не создает новой наследственной формы, но она имеет значение важного переходного этапа и является индикатором, показывающим направление эволюции. Новая форма создается позднее в результате непрерывного процесса стабилизирующего отбора. При этом модификация нередко автоматически вытесняется мутационными изменениями. Организация, лабильная в данном отношении, становится более стабильной. Это означает, что внешние факторы развития заменяются внутренними. Некоторые доказательства такой замены функ-

циональных изменений наследственными, т. е. замены «внешних» факторов развития внутренними в процессе эволюции приведены А. Машковцевым. По его данным, большую роль в развитии окончательной структуры легких играет сама функция, именно — наполнение легких воздухом, причем особенно велика эта роль у низших позвоночных. Например, у аксолотля даже элементарная фрагментация легких (развитие первичной сети перекладин и пузырьков между ними) происходит под влиянием функции, между тем как уже у жаб, а затем, в особенности, у вышестоящих позвоночных, эта фрагментация осуществляется вне зависимости от нагнетания воздуха, под влиянием внутренних факторов развития.

Замена внешних факторов развития внутренними означает, однако, установление нового наследственного механизма развития, т. е. *установление новых зависимостей* между морфогенетическими процессами. Каждая отдельная мутация дает известный сдвиг в этих соотношениях. Подобранный ряд совпадающих мутаций производит закономерное смещение в эмбриональных зависимостях и изменение в существующей системе онтогенетически корреляций, связанное нередко с разрывом старых связей и установлением новых. В процессе прогрессивной дифференциации решающее значение имеет именно установление новых связей. Таким образом, очевидно, именно естественный отбор создает подобные изменения. Мы принимаем, следовательно, что стабилизирующий отбор приводит к перестройке, а при прогрессивной дифференцировке к усложнению системы взаимозависимостей.

Естественный отбор, и только он, является в роли интегрирующего фактора в эволюции организма. Именно в этом выражается основное творческое значение отбора, ибо естественный отбор создает *новую целостную организацию со своим внутренним механизмом развития*.

При учете индивидуальной приспособляемости организма и стабилизирующего отбора, ведущего к последовательной смене факторов развития (внешних факторов развития — на внутренние, эндокринные, и на собственно наследственные факторы), общая схема действия естественного отбора в целом принимает такой вид:

1. При постоянной среде последовательно происходит:
 - а) накопление мутаций (не очень вредных),
 - б) обезвреживание мутаций путем их комбинирования (отбор модификаторов),
 - в) перестройка генотипа и всего механизма индивидуального развития при относительно постоянном фенотипе,
 - г) образование большого скрытого резерва индифферентных (обезвреженных) мутаций, которые при их раскомбинировании будут связаны с разнообразными изменениями фенотипа.

II. При изменении среды:

а) организм реагирует на изменение среды до известной степени приспособительным индивидуальным изменением,

б) происходит свободное накопление мутаций и их комбинаций в пределах нового фенотипа, т. е. без заметного его изменения,

в) происходит перестройка генотипа и всего механизма индивидуального развития соответственно новому фенотипу, т. е. внешние факторы развития заменяются внутренними,

г) часть индифферентных мутаций, и в особенности некоторые их комбинации, реализуются в таком виде, что получают в новой среде преимущество по сравнению с уже установившимся и до известной степени адаптивным фенотипом,

д) устанавливается новый, еще более адаптированный фенотип со своим максимально устойчивым, т. е. «автономным» механизмом развития.

В результате этих сложных процессов перестройки организма с участием стабилизирующего отбора получается то, что, хотя изменение генотипа и является необходимой базой для эволюционного процесса, но не оно определяет эволюцию (ни форму ее осуществления вообще, ни направление, ни интенсивность). Наоборот, *эволюция организма определяет изменение его генотипа*:

а) при установившихся условиях среды вполне приспособленный организм не изменяется, несмотря на постоянное изменение его генотипа (появляющиеся и незлеминируемые мутации нейтрализуются другими мутациями); видимой эволюции нет, происходит только накопление резервов и отчасти перестройка развития (онтогенеза),

б) при изменении условий среды организм быстро изменяется (иногда — приспособительно, иногда — изменения индифферентны), несмотря на отсутствие изменения генотипа (хотя случайные изменения генотипа встречаются и фактически продолжают накапливаться),

в) адаптивно модифицированный организм не изменяется далее по внешности, но его генотип изменяется, происходит утеря ненужных более реакций, установление новых механизмов развития и замена внешних факторов развития внутренними,

г) изменение генотипа открывает перед организмом новые возможности использования среды, но такие «преадаптивные» изменения касаются лишь отдельных признаков и не играют руководящей роли в эволюции целого организма.

Быстрое адаптивное изменение фенотипа является, следовательно, покровом, под защитой и в направлении которого происходит медленная и постоянная, хотя и невидимая, перестройка генотипа и механизма наследственности и развития, приводящая

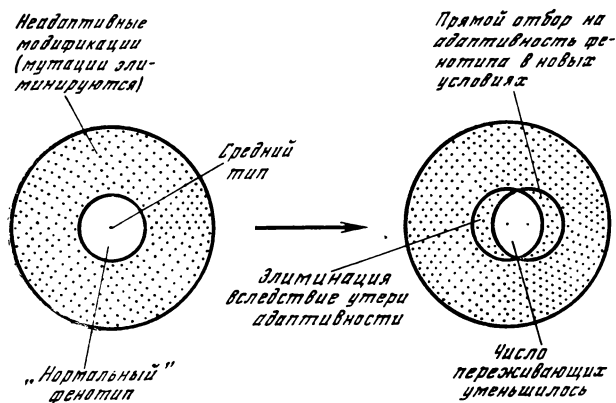


Рис. 2. Прямой отбор на адаптивность признаков (с соответствующим механизмом их развития)

к наследственному фиксированию признаков адаптивной модификации.

Фиксирование всего жизненного путем накопления совпадающих мутаций сопровождается вместе с тем автоматическим разрушением всего отжившего, через бесконтрольное накопление всяких мутаций, касающихся строения и функции частей, которые потеряли свое значение в данных условиях. Таким образом происходит непрерывная перестройка организма, сохраняющего при всех не слишком бурных изменениях среды известную степень приспособленности и известную степень индивидуальной приспособляемости (тем более значительную, чем более разнообразны условия внешней среды, в которой этот организм исторически развивается).

Значение адаптивных модификаций в процессе эволюции может быть пояснено еще следующими схемами (рис. 2), показывающими действие механизма естественного отбора на мало пластичный организм и на организм с высокой степенью индивидуальной приспособляемости при изменении внешней среды или при активном переходе организма в иную среду. Эти схемы, кроме того, показывают место и значение стабилизирующего отбора, а также соотношение между различными формами изменчивости и формами естественного отбора. Диапазон изменчивости некоторой ограниченной популяции условно обозначен в виде круга, в который вписан меньший круг, показывающий пределы адаптивности этой изменчивости. В пределах этого круга можно было бы говорить и о «нормальной», или «типичной», структуре. Центр круга означает средний тип данной «нормы». Поскольку естественный отбор идет по фенотипам, изменчивость предполагается как мутационная, так и модификационная.

Мутации и модификации, выходящие за пределы адаптивной нормы, т. е. «вредные» отклонения, постоянно элиминируются как формы, недостаточно жизнеспособные в данных условиях внешней среды. На схеме эта зона изменчивости обозначена точками.

Если организм исторически развивался в относительно постоянной (для него) среде, то пределы адаптивности его изменений будут весьма ограничены «нормальными» условиями этой среды. На схеме мы можем допустить, что адаптивных модификаций не существует вовсе (все отклонения не адаптивны, так как организм рассчитан на нормальную среду, а последняя не меняется). Если, однако, условия среды начнут изменяться в определенном направлении (для простоты можно себе представить изменение физических факторов; например, повышение температуры), то и организм несколько изменится (неадаптивно), а среда, в свою очередь, начнет предъявлять иные требования к организму. Произойдет известный сдвиг в соотношениях, при котором некоторые особи потеряют свою адаптивность и будут элиминироваться как мало жизнеспособные в новых условиях, а другие особи, обладающие некоторыми признаками, которые в прежней среде были частично вредными, начнут в новых условиях переживать, скрещиваться между собой, давать начало новым комбинациям и новым формам, более устойчивым в этих новых условиях среды. Эта обычная схема действия естественного отбора показана на правом круге рис. 2. Сдвиг в соотношениях между организмом и средой условно показан перемещением внутреннего круга. Индивидуальные отклонения, вышедшие за пределы адаптивности и элиминируемые, расположены на чертеже в левом мениске круга. Индивидуальные отклонения, повышающие адаптивность фенотипа в новых условиях и «отбираемые», показаны в правом мениске. Происходит смещение как всей «нормы», так и среднего типа данной популяции.

Эта схема действия естественного отбора в действительности осложняется вследствие наличия известного диапазона индивидуальной приспособляемости организмов. Если организм исторически развивался в сложной и разнообразной обстановке, то адаптивность его структур и реакций должна захватывать более широкий диапазон изменений. Вырабатывается известный круг форм, выходящих за пределы адаптивности к «нормальной» обстановке, но вполне приспособленных к иным, реально и притом нередко встречающимся условиям. Это известный модификационный полиморфизм. Организм обладает не одной узко ограниченной нормой реакции, а многочисленными адаптивными нормами, которые реализуются только в определенных условиях отклонений от обычной обстановки.

На схеме (рис. 3) диапазон аккомодаций отмечен средним концентрическим кругом. Область аккомодаций, реализуемых

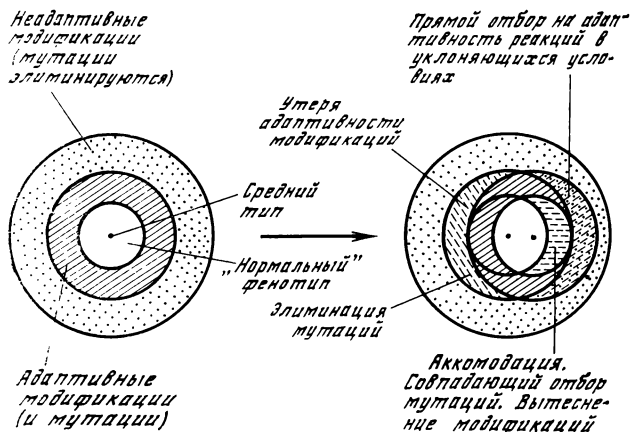


Рис. 3. Отбор совпадающих мутаций (ведущий к автономизации развития) и прямой отбор адаптивных форм реакций

при необычных (но и нередких) условиях среды, обозначена штриховкой. За ее пределами лежит обозначенная точками область неадаптивных модификаций, соответствующих более редким отклонениям в факторах среды и потому обычно не реализуемых. Соответственные мутации элиминируются. При постоянном изменении факторов внешней среды в одном определенном направлении произойдет, как и в первом случае, сдвиг в соотношениях между организмом и средой. Однако, если этот сдвиг не слишком резок (в качестве «норм» устанавливаются условия, встречавшиеся и раньше в истории организма, и притом нередко; например, несколько более высокая температура), то организм отвечает на это изменение непосредственной аккомодацией и остается, таким образом, вполне приспособленным (хотя при этом оказывается реализованной иная «норма»).

Учитывая как наследственную, так и ненаследственную изменчивость, мы должны отметить, что в пределах нового фенотипа будет заключаться весьма разнородный материал. Большей частью он составляется из адаптивных модификаций, но сюда входят также и им подобные мутации. Такие мутации будут беспрепятственно накапливаться в популяции.

Таким образом, в правом центральном сегменте приведенной схемы происходит стабилизирующий отбор и соответственно — перестройка механизма индивидуального развития (замена внешних факторов развития внутренними). Если новые условия среды довольно разнообразны и не редки систематические отклонения от обычной нормы, то в этих уклоняющихся условиях также будет действовать естественный отбор: элиминация форм, утративших адаптивность фенотипа, и переживание форм, вновь

приобретающих известную адаптивность реакции (т. е. фенотипа) в новых, уклоняющихся, но не редких условиях. Элиминация захватывает особи, располагающиеся на схеме в левом сегменте, а отбор (переживание в известных условиях) на адаптивность модификации происходит в пределах внешнего правого сегмента нашей схемы. Путем *ведущего отбора* происходит, следовательно, *выработка новых адаптивных форм реакции*, а путем стабилизирующего отбора фиксируются некоторые адаптивные модификации, приобретающие значение «нормы». Процесс развития «нормы», благодаря этому, все более автономизируется.

Отбор совпадающих мутаций приводит, таким образом к выработке более устойчивых форм. Поэтому я и назвал этот вид естественного отбора стабилизирующим отбором.

9. Факторы эволюции на разных ее этапах

В процессе эволюции меняется организация живых существ, меняются формы их жизнедеятельности, способы размножения и расселения, взаимоотношения с другими организмами, а в связи с этим и значение различных факторов, а также формы самой эволюции.

Можно предполагать, что половой процесс развился лишь на известном этапе эволюции. До этого господствовали различные формы бесполого размножения организмов. Когда обособилась наследственная субстанция в виде оформившегося комплекса специфических автокатализаторов, она получила, очевидно, в известных своих частях гаплоидный характер. В этом случае каждая мутация получала явное выражение в той же особи, в которой она впервые возникла, немедленно становясь объектом естественного отбора. Лишь мутации, получавшие известное преимущество в той среде, куда попадал новый мутант, размножались и давали начало новым линиям, которые вступали в конкуренцию с другими организмами данной экологической зоны. Отбору подвергались, следовательно, отдельные мутации в их полном выражении, а не гетерозиготные комбинации, как у организмов с половым размножением.

Такой отбор имеет, несомненно, более жесткий характер и не способствует быстрой прогрессивной эволюции. Эволюция протекает не в виде как целом, а в отдельных его линиях, и сами виды представляют комплексы таких линий, связанные лишь общностью их происхождения. С приобретением полового процесса связано возникновение диплоидного организма (как диплоидной фазы его развития). Каждая новая мутация возникает теперь в гетерозиготном состоянии, т. е., во всяком случае, в заметно ослабленном выражении. Элиминация уклонений не столь жестка. Многие мутанты переживают, скрещиваются с другими мутантами и таким образом происходит постоянное

комбинирование и перекомбинирование гетерозиготных мутаций. В процессе комбинирования создаются все новые градации в выражении мутантных признаков и значительно расширяются масштабы изменчивости, а также поле действия естественного отбора. Предметом отбора становятся уже не отдельные мутации, а более или менее сложные их комбинации. Объектом эволюции являются теперь не отдельные линии, а значительные популяции скрещивающихся между собой особей, т. е. как правило, виды организмов в качестве целостных, хотя иногда и сложно дифференцированных систем.

Половой процесс имел вначале, вероятно, эпизодический характер. Позднее он вклинился как постоянное явление в процессы бесполого размножения. Половой процесс и редукционное деление, как его необходимый корректив, чередовались в различной последовательности с одним или несколькими циклами деления, почкования или, наконец, спорообразования. Возникло более или менее правильное чередование поколений. У растений оно установилось в форме чередования гаплоидного полового поколения (гаметофит) и диплоидного бесполого (спорофит). Диплоидный организм обладал, несомненно, большей устойчивостью. Многие мутации не получали в нем заметного выражения и не нарушали его жизнеспособности. Гаплоидное же поколение продолжало находиться в условиях жесткого отбора. Новые комбинации, создаваемые в половом процессе, частично разрушались при редукции хромосом. Однако через посредство перекреста хромосом могли создаваться и новые комбинации, которые удерживались сцеплением. Возникновение полового процесса повысило эволюционную пластичность организма и устойчивость диплоидного поколения, сохранив у растений все же жесткость отбора особей гаплоидного поколения. При многоклеточном строении и обилии разных мутаций, в частности соматических, гаплоидный организм подвергался очень интенсивной элиминации. Преимущества в борьбе за существование получали особи с более ранним созревaniem. Это могло привести лишь к сокращению жизни и упрощению строения гаплоидного поколения (гаметофита), что мы и наблюдаем как у высших водорослей, так и у наземных растений (только у мхов гаметофит хорошо развит; однако эта группа оказалась в высшей степени консервативной). С другой стороны, более стойкий и вместе с тем пластичный диплоидный организм возникал во все новых генетических комбинациях. Новая диплоидная комбинация, попав в благоприятные условия произрастания и размножения, могла бесполом путем дать начало целой популяции генетически однородных особей. Это последнее достигается в прогрессивных ветвях растительного царства, путем вегетативного размножения того же диплоидного поколения. Многократное испытание отбором одного и того же генотипа устраняло значение случайных

элиминирующих факторов и явилось мощным фактором прогрессивной эволюции.

У животных редуccionный процесс всегда непосредственно предшествует образованию половых клеток, и чередование поколений охватывает только диплоидных особей. В этом отношении они имели с самого начала их эволюции преимущества большей пластичности перед растительными организмами. Бесполое размножение на месте ведет, однако, к образованию однородной популяции только при сидячей жизни или при крайней ограниченности средств передвижения. Поэтому и чередование поколений имеет биологический смысл только у сидячих животных (гидроидные полипы, вторично—мшанки и асцидии), у ползающих (некоторые турбеллярии, некоторые аннелиды) или у планктонных (гетерогония у коловраток, у листоногих раков). В этих случаях животное, попавшее в благоприятные условия, усиленно размножается и дает начало целой популяции однородных особей. Удачная генетическая комбинация размножается на месте, многократно апробируется отбором и затем на месте же подвергается сестринским скрещиваниям. Это дает полную возможность закрепления данной комбинации.

Однако сидячий или мало подвижный образ жизни организма делает его лишь относительно пассивным участником борьбы за существование. Такие организмы занимают всегда подчиненное положение и не имеют перспектив в прогрессивной эволюции значительного масштаба. Активность организма в добыче средств пропитания, а следовательно — в движениях, в активной борьбе с другими организмами, в размножении и расселении, является весьма существенным фактором эволюции [Шмальгаузен, 1943, 1946]. С другой стороны, подвижность организма, способствуя свободной панмиксии, не благоприятствует фиксации удачных генетических комбинаций. Требуется некоторое ограничение панмиксии. Поэтому у животных устанавливается известная степень оседлости в небольших полуизолированных популяциях, поощряющая родственное скрещивание членов популяции и тем самым размножение данных благоприятных комбинаций. Возможный все же обмен мигрантами обеспечивает в известной степени реализацию гетерогенных скрещиваний и постоянный процесс создания и апробации новых комбинаций.

С развитием целостной индивидуальности и усложнением процессов онтогенеза с высоко развитой системой корреляций регуляторного характера, неопределенная изменчивость (мутирование) приобретает в значительной мере скрытые формы. Это, в свою очередь, способствует накоплению мутаций и их свободному комбинированию. Создается скрытый резерв наследственной изменчивости, который легко выявляется при всяком изменении условий существования. Он играет роль некоторого фон-

да, из которого извлекается материал, необходимый для отбора как раз в том направлении, в котором к организму предъявляются новые требования. Таким образом, значительно повышается эволюционная пластичность (мобильность) организмов (высшие животные и, в особенности, позвоночные).

В процессе эволюции меняются и формы борьбы за существование. В этой смене можно установить известные закономерности, касающиеся эволюции отдельных филогенетических ветвей. Имеется определенная связь между формами борьбы за существование и направлениями эволюционного процесса (см. главу VI). Борьба за существование приобретает различный характер также в зависимости от уровня организации и общего положения, достигнутого животным в процессе его эволюции. Малая активность примитивных организмов, связанная со слабой дифференцировкой органов питания, дыхания и в особенности органов чувств, нервной системы и органов движения, ставит их, по мере появления высших форм жизни, во все более подчиненное положение. Если они не обладают крайне специализированными средствами защиты, то они попадают в положение пищевого материала для более активных и выше организованных животных. Это нередко ведет такие беззащитные формы к раннему созреванию и измельчению (также средство защиты), т. е. к дальнейшему уменьшению подвижности (в абсолютных масштабах). На открытых пространствах они не могут ни конкурировать с вышестоящими организмами, ни защищаться от более крупных хищников. Они занимают свои ограниченные экологические ниши, питаются либо растительной пищей, либо детритом, либо еще более мелкими животными, чем они сами. Эти организмы оказываются совершенно беспомощными перед лицом более крупных и активных хищников. Поэтому их истребление имеет, как правило, массовый, неизбирательный характер. Они конкурируют только с себе подобными и эта конкуренция ведет лишь к пищевой специализации. Вследствие этого возможности эволюции примитивных организмов в нашу эру крайне ограничены. С другой стороны, чем выше организация и возможности использования внешней среды, чем более возрастает активность животного, тем более он оказывается защищенным от непосредственного истребления. Элиминация теряет свой массовый характер и приобретает ярко выраженное избирательное значение. Активность в борьбе за существование связана с повышением интенсивности естественного отбора. Это открывает перед организмом более широкое поле эволюционных преобразований и способствует ускорению темпов эволюции [Шмальгаузен, 1943, 1946].

В процессе эволюции меняются интенсивность и формы естественного отбора. Нетрудно показать, что наиболее эффективны средние интенсивности естественного отбора. Как чрезмерно же-

сткий, так и слабый отбор одинаково неблагоприятны для прогрессивной эволюции. Если первичные живые существа были гаплоидными и все мутации получали полное выражение, то должна была происходить очень жесткая их элиминация. Естественный отбор должен был приводить к значительному снижению мутабельности, т. е. к сокращению того материала (индивидуальной изменчивости), за счет которого создается историческая изменяемость форм. Половой процесс, приведший к образованию более устойчивого диплоидного организма, не только позволил увеличить масштаб индивидуальной изменчивости через постоянное перекомбинирование мутаций, но и создал условия для возможного их сохранения и накопления в гетерозиготном состоянии (т. е. при значительно ослабленном выражении). Естественный отбор приобрел, следовательно, более мягкие формы (элиминация мутаций, неизмеримо менее жестка, чем в гаплоидном организме), но именно благодаря этому создавался значительный резерв индивидуальной изменчивости. Этот резерв получил в значительной мере скрытые формы, но он давал большие возможности его использования. Естественный отбор становится более эффективным, так как потенциальная изменчивость диплоидного организма неизмеримо выше, чем у гаплоидного. В дальнейшей эволюции диплоидных организмов с более или менее сложным онтогенезом развиваются различные регуляторные механизмы, обеспечивающие нормальное завершение индивидуального развития. Небольшие нарушения отдельных процессов, вызываемые как внешними, так и внутренними факторами, иногда полностью выравниваются в дальнейшем течении онтогенеза. Это приводит к тому, что многие мутации не получают видимого выражения и свободно накапливаются в популяции, увеличивая ее потенциальную изменчивость, а следовательно и возмозную эффективность отбора.

В ходе эволюции не только изменяются организация и признаки организма, но и форма его реагирования на внешние факторы. В процессе естественного отбора наиболее выгодных форм реагирования устанавливаются более или менее широкие возможности индивидуального приспособления. Приобретается способность к адаптивным модификациям, приспособительному изменению физиологических реакций и, наконец, к приспособительному поведению. Все эти приобретения оказывают влияние на процессы дальнейшей эволюции, на формы ее осуществления, направление и скорость.

Индивидуальная адаптация способствует переживанию особей, в том числе и мутантных. Она дает возможность компенсировать так или иначе неблагоприятные выражения многих мутаций. Это, в свою очередь, смягчает процесс их элиминации в борьбе за существование и, следовательно, способствует дальнейшему накоплению и комбинированию мутационных измене-

ний. Таким образом, развитие способности к индивидуальной адаптации ведет к дальнейшему увеличению эволюционной пластичности организма. Особое значение приобретает способность к адаптивным модификациям. Она не только облегчает переживание многих мутаций, но скрывает также многие их неблагоприятные выражения. В результате этих эволюционных приобретений скрытый фонд наследственных изменений организма становится еще более значительным. Следует учитывать, что ведущая форма естественного отбора не может непосредственно использовать скрытые изменения. Избирательная элиминация может простирается лишь на тех особей, у которых неблагоприятные отклонения получили реальное выражение. Однако при известном накоплении мутаций в популяции они, с одной стороны, будут все чаще появляться в гомозиготном состоянии и, с другой стороны, суммирование сходных мутаций также должно привести рано или поздно к их внешнему проявлению. Еще важнее то обстоятельство, что при всяком изменении внешней среды, с ее неорганической и биотической обстановкой, происходит «переоценка ценностей». Мутации, выражение которых раньше было неблагоприятным, могут получить сами по себе или в комбинации с другими мутациями положительное значение. Гомозиготные особи получают известные преимущества и начнут быстро распространяться в популяции. Кроме того, благоприятные теперь выражения этих мутаций не будут более подавляться в процессах индивидуальной адаптации. Потенциальная изменчивость будет все более выявляться и при том именно в направлении, поощряемом естественным отбором (в его ведущей форме).

Приобретение способности к адаптивной модификации приведет, однако, еще и к дальнейшим последствиям. При изменении внешней среды организм может реагировать непосредственным индивидуальным приспособлением. Это касается не только изменений неорганических факторов (климат, почвы, соленость и т. п.), но и изменений в биотической обстановке. У высших позвоночных эти изменения могут привести через приспособительное поведение к известной функциональной адаптации. Во всех этих случаях адаптивная модификация окажется первой реакцией организма на изменение в условиях существования. Наследственные изменения, лежащие в том же направлении уже осуществляемой индивидуальной адаптации, т. е. в благоприятствуемом направлении, не имеют видимого выражения и не могут быть использованы ведущей формой естественного отбора (если они не выходят за пределы осуществленной модификации, т. е. если они не обладают дальнейшими преимуществами). Однако они непрерывно накапливаются в процессе стабилизирующей формы отбора через элиминацию всех отклонений от вновь установившейся (модифицированной) нормы. Это поведет к стабилизации новой более приспособленной нормы, ко-

торая постепенно будет зафиксирована как наследственное приспособительное изменение прежней нормы. Таким образом, с увеличением способности к индивидуальному приспособлению увеличивается и значение стабилизирующей формы естественного отбора в процессе прогрессивной эволюции.

Наконец, с развитием высших форм нервной деятельности и индивидуальной выработкой приспособительного поведения в процессе эволюции вносится еще новый фактор. Животное становится все более активным в выборе подходящей для него внешней среды и все успешнее приспосабливается к различной обстановке и самым неожиданным ее изменениям. Вместе с тем у высших позвоночных (птицы и млекопитающие) совершенствуется уход за потомством и развиваются различные формы воспитания. С образованием семьи, хотя бы и временного значения (выводок), создается новая обстановка для воспитания молодежи. Эта обстановка создается и регулируется инстинктом, условнорефлекторной и более или менее сознательной деятельностью родителей. Это — до известной степени «искусственная» среда воспитания, в условиях которой происходит и борьба за существование и естественный отбор молодежи. Создается новая форма связи между родителями и потомством — известная надстройка над явлениями наследственности. Эта новая форма выработки и передачи «традиций» делает организм еще более пластичным и способствует еще более успешной и быстрой его приспособительной эволюции.

Таким образом, мы видим, как в процессе эволюции вырабатываются более совершенные формы организации, индивидуального развития и размножения, увеличивается масштаб потенциальной изменчивости и индивидуальной приспособляемости. Мы видим, как в результате соревнования в темпах эволюции отдельных ветвей органического мира увеличивается пластичность организмов, видоизменяется действие и повышается эффективность основных факторов эволюции (борьбы за существование и естественного отбора), а также вносятся различные новые факторы, обеспечивающие в целом все более быстрые темпы эволюционного процесса на высших уровнях организованности.

Глава II

ФОРМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Эволюция живых существ приобретает в различных конкретных условиях самые разнообразные формы. Иногда она идет по пути общего усложнения и повышения организации (морфофизиологический прогресс). В других случаях она ведет, наоборот, к упрощению организации (морфофизиологический регресс). Чаще всего, однако, эволюция известной формы не сопровождается ни особым усложнением всей организации, ни ее упрощением. В отдельных частях и органах наблюдаются как прогрессивные, так и регрессивные изменения, а в целом организм лишь приспосабливается к известной среде. Эта «идеоадаптация» может перейти и в крайние формы специализации в тех случаях, когда эволюция протекает в весьма ограниченной среде.

Сравнивая группы родственных организмов в их эволюции, мы видим их дифференциацию, распад на подчиненные группы, наблюдаем их дальнейшее расхождение (дивергенцию); иногда устанавливаем на некотором протяжении времени их параллельное развитие и, наконец, в других случаях, замечаем схождение (конвергенцию) в некоторых отношениях. Это разнообразие форм, в которые отливается эволюционный процесс в отдельных конкретных случаях, заставляло некоторых теоретиков искать особые факторы, определяющие различные направления эволюции. Здесь можно, прежде всего, отметить идущее от самого Ламарка противопоставление организационных и приспособительных признаков, для которых большинством ламаркистов принимаются и разные пути развития («градация» и «приспособление»), разные факторы эволюции (внутренние и внешние или «автономические» и «хорономические» и т. п.). Можно отметить также проводящееся обычно различие между видообразованием и приспособлением (Виганд и др.), а иногда даже между видообразованием и эволюцией (Коп, Филипченко) или между филогенией и приспособлением (А. Парр).

Поэтому мы здесь вкратце рассмотрим отдельно факторы, определяющие установление видовых различий (видообразование), образование приспособлений (адаптация) и, наконец, прогрессивное усложнение организации как наиболее явной характеристики эволюционного процесса в целом (подъем организации). Мы проверим обоснованность этого расчленения, проведенного в подобной форме и в новейшем критическом анализе эволюционной теории, принадлежащем Робсону и Ричардсу [Robson, Richards, 1936], поскольку нередко принимают существование различных движущих сил для видовой дивергенции,

для процесса повышения организации и для приспособления, ведущего к специализации. В дальнейшем изложении я привожу иное расчленение форм эволюционного процесса.

1. Видообразование и расхождение признаков

Еще философ Гартман [Hartmann, 1875] указывал, что Дарвин сделал бы лучше, если бы свою книгу «Происхождение видов» озаглавил: «Происхождение приспособлений». Точно так же известный дарвинист Роменс [Romanes, 1895] находит, что теория естественного отбора объясняет существование лишь приспособительных, а не индифферентных признаков, на которых в действительности очень часто покоится обособление близко родственных видов. Такого рода суждения постоянно повторяются и у многих позднейших критиков, вплоть до Робсона и Ричардса [Robson, Richards, 1936]. Однако сам Дарвин учитывал существование индифферентных признаков. Он объяснял их развитие существованием коррелятивной связи с другими, полезными признаками и привел немало примеров такой связи¹.

Робсон и Ричардс допускают возможность такой связи и утверждают, что если естественный отбор ответственен за видообразование, то не менее 50% всех признаков, различающих близкие виды, должны были бы быть полезными. При этом предполагается, что 50% всех признаков должны были бы оказаться полезными уже при случайном комбинировании мутаций; вмешательство естественного отбора должно сказаться в превышении числа полезных признаков над индифферентными (о вредных нет речи, так как они не жизнеспособны). Эти рассуждения являются результатом неверного понимания значения мутаций и действия естественного отбора, а также сущности процессов онтогенетического развития самого организма.

Неверное понимание значений мутаций выражается в предположении, что частота как вредных, так и полезных и индифферентных мутаций одинакова. В действительности же все новые мутации вредны. Малые мутации могут, правда, вносить очень незначительные нарушения в строение и функции организма и потому оказаться почти индифферентными. В процессе естественного отбора комбинаций вредные влияния могут быть нейтрализованы, и, кроме индифферентных комбинаций, могут возникнуть и полезные. Такие, уже переработанные и, следовательно, не новые мутации (точнее — комбинации малых мутаций между собой или с одной более крупной) накапливаются в виде резерва, мобилизуемого, как правило, при изменениях среды. Видообразование всегда сопровождается территориальным

¹ Крамптон [1905] доказал значение корреляций в процессе естественного отбора на примере куколок сатурний.

или биологическим расхождением, связанным со многими случайными различиями. Так как различные изолированные группы особей попадают в разные условия среды, то и естественный отбор принимает разное направление. Мобилизационные резервы, являющиеся базой для этого отбора, состоят из огромного количества индифферентных и многих условно или частично вредных признаков и реакций. Таким образом, при случайном комбинировании признаков новых форм (экотипов, подвидов, видов) полезным мог бы оказаться лишь ничтожный процент всех различий этих новых форм. Всякое заметное различие в полезных признаках должно рассматриваться уже как указание на эффективность естественного отбора.

Неверное понимание онтогенеза выражается в недооценке взаимозависимостей между частями и признаками развивающегося организма. Существование многочисленных коррелятивных связей в развивающемся организме совершенно не допускает вполне изолированного изменения одной его части и даже одного его признака. Мы можем теперь с гораздо большей уверенностью, чем это было во времена Дарвина, утверждать, что любое полезное изменение неизбежно связано с целой серией других изменений, имеющих в лучшем случае индифферентный характер. Это приводит к усилению того результата, который намечался уже в предыдущем, при учете явлений случайного комбинирования мутаций. Лишь ничтожная часть различий между двумя формами, находящимися на начальных этапах расхождения признаков, может оказаться полезной для этих организмов. В основном новые формы будут различаться по многим индифферентным признакам.

Указанные представления связаны и с неверным пониманием действия естественного отбора. Здесь повторяется обычная ошибка, состоящая в представлении о том, будто теория Дарвина основана на подборе полезных признаков. Соответственно и предъявляется требование, чтобы виды различались именно по этим полезным признакам. В действительности теория Дарвина основана на отборе, т. е. переживании и размножении наиболее приспособленных особей, со всеми их как полезными, так и индифферентными, а иногда даже до известной степени вредными признаками, причем этот отбор происходит не прямо, а лишь через посредство гибели менее приспособленных особей в борьбе за существование. Нужно также учитывать, что полезность «признаков» или «реакций» и выражается только в конкретных соотношениях всего организма с данной внешней средой. Поэтому на практике очень часто нет возможности установить «полезность» какого-либо отдельного признака. Однако мы почти всегда можем установить, что одна форма стойко держится и успешно размножается в одной обстановке, а другая, близкая к ней форма не менее хорошо живет в другой обстановке, хотя и

в обстановке первой формы существовать не может, — там она была бы сейчас же вытеснена. Кроме наблюдений фактического переживания у нас в самом деле и нет никакого иного критерия приспособленности организма. Требуется очень детальное исследование строения и функций организма, чтобы установить те признаки, которые могут иметь решающее значение для этого переживания и для приспособленности определенного организма к определенной частной среде. В общем результате процессов мутирования и естественного отбора происходит, следовательно, непрерывное накопление не только полезных признаков, но и многочисленных уклонений индифферентного, либо даже частично или условно вредного характера.

Робсон и Ричардс, которые с большим скепсисом анализируют этот вопрос, приходят на основании изучения видовых различий некоторых насекомых к выводу, что большинство признаков, характерных для различных родов или видов, не имеет какой-либо специфической или видовой функции. Те из них, которые явно используются организмом (и, возможно, являются приспособительными), имеют характер родовых признаков или отличают группы видов в пределах рода. Указанные авторы считают, что более половины всех признаков, характеризующих семейства, и по меньшей мере 90% признаков, характеризующих роды и виды, не только не являются приспособительными, но и не имеют какой-либо особой функции. Поэтому они отвергают значение естественного отбора как фактора, определяющего видообразование.

Отмечая трудности в установлении не только полезности, но и вообще некоторого значения отдельного признака, поскольку это требует исключительно тонкого исследования, мы все же считаем результат строго критического анализа Робсона и Ричардса вполне удовлетворительным: при правильном учете характера изменчивости организма и действия естественного отбора мы и не можем ожидать принципиально иного результата. Видовые различия в главной своей массе должны состоять из индифферентных признаков. Это касается именно в особенности «различий», хотя в меньшей мере относится и к «признакам». Легко понять, что «различие» между приспособительными признаками двух разных организмов может иметь совершенно индифферентный характер. Однако вопрос о видообразовании окончательно решается лишь установлением хотя бы единичных полезных в данной обстановке изменений в «признаках» или, лучше сказать, в строении и функциях организма. Поэтому при внимательном изучении всегда можно установить именно то наследственное изменение, которое имеет решающее значение в первоначальном расхождении данных форм в процессе видообразования (пусть оно и сопровождается множеством изменений индифферентного характера).

Факты такого рода, однако, известны и прочно установлены не только в отношении крупных различий явно адаптивного характера, но и для самых мелких видовых и подвидовых различий. Циммерман [Zimmermann, 1934] изучил географическую дифференциацию у сона-прострела (*Anemone pulsatilla*), который заметно, хотя и постепенно, изменяется при перемещении с запада Европы на восток, образуя ряд географически хорошо характеризуемых подвидов. Автор оценивает и конкретную скорость образования этих форм, которые возникли в последний ледниковый период в течение не более 10—20 тысяч лет. В Западной Европе прострел дает формы с мелкорассеченными листьями (ширина лопастей до 1—3 мм), в Восточной Европе — формы с груборассеченными листьями (ширина лопастей свыше 8 мм). При скрещивании эти признаки менделируют и, следовательно, покоятся на мутациях. Вместе с тем они имеют приспособительный характер — мелкорассеченные листья приспособлены к влажному климату Западной Европы, а груборассеченные листья — к континентальному климату Восточной Европы. В одних и тех же условиях эксперимента, в теплый солнечный день, 10 г свежих листьев восточной формы испаряют 2,23 мг воды в минуту, а 10 г свежих листьев западной формы (культивированной в тех же условиях, как и восточная) испаряют 3,41 мг в минуту. Таким образом, восточная форма испаряет меньше воды, что, несомненно, выгодно в засушливых местностях. Кроме того, листья восточной формы поднимаются вверх, так что дождевая вода стекает по ним ближе к корню, а у западной формы листья широко раскинуты. У западной формы цветок в плохую погоду поникает, и дождь не смывает пыльцу, и т. п. Одним словом, едва разошедшиеся подвиды отличаются уже адаптивными признаками.

То же самое установлено Турессоном [Turesson, 1930], изучившим процесс образования экотипов у многих растений. С одной стороны, различия между ними имеют генотипический характер, а, с другой, они оказываются во многом приспособительными к той специфической среде (в частности, к почве), где они обитают. Обширные исследования были произведены также над географическим распределением различных рас непарного шелкопряда Р. Гольдшмидтом [Goldschmidt, 1935]. Все эти расы отличаются, с одной стороны, наследственными менделирующими признаками, а, с другой, для значительной части расовых признаков Гольдшмидту удалось установить их приспособительный характер.

В нашу задачу не входит разбор всей достаточно сложной проблемы видообразования. Мы коснулись этого вопроса лишь в той мере, в какой это было нужно, чтобы убедиться в том, что видообразование определяют те же факторы, которые лежат в основе всего эволюционного процесса. Поэтому проблема видо-

образования теснейшим образом связана с проблемой возникновения приспособлений и не может быть от нее оторвана. Мы рассмотрели только начальные этапы образования новых форм (разновидностей). Дальнейшее расхождение признаков, вплоть до ясных видовых различий, связано с еще более явными изменениями приспособительного характера.

Различия в окраске шерсти некоторых видов грызунов *Pegognathus* [Benson, 1933] имеют явно приспособительное значение (под цвет почвы). Изменения в строении задних конечностей у различных видов скачущих *Dipodomys* [Grinnell, 1922] связаны с характером почвы и растительности их местообитания. Изменения в относительном развитии грудины, плечевого пояса и костей крыла у различных видов и подвидов рода *Passerella* связаны с различиями в длине путей их перелетов [Linsdale, 1928]. Наконец, как вытекает из основательного анализа Робсона и Ричардса, родовые и семейственные различия имеют гораздо чаще приспособительный характер, чем видовые признаки.

Об этой прогрессивной аккумуляции адаптивных признаков будет изложено в дальнейшем. Теперь же мы отметим еще одно критическое течение, сторонники которого придерживаются того мнения, что Дарвин будто бы совершенно неправильно экстраполировал выводы, сделанные им при анализе видообразования, на дальнейшее расхождение признаков. Это высказал Виганд, развил в особенности Коп [Cope, 1887, 1896] и принял в последнее время также Ю. Филиппенко [1926]. Доводы этих авторов нельзя считать убедительными. Они заключаются в следующем. Видовые различия развились в результате действия естественного отбора и имеют в общем адаптивный характер. Эти признаки весьма изменчивы. Родовые признаки и отличия высших систематических группировок обладают, однако, большой стойкостью, развиваются на более ранних стадиях индивидуального развития и, якобы, не характеризуются какой-либо «приспособленностью». Признаки высших систематических категорий имеют в большей мере организационный характер, и за их развитие ответственны, по мнению этих авторов, иные факторы; этой эволюцией большого масштаба управляют особые закономерности. Вопрос о возникновении «организационных» признаков и их отличии от приспособительных мы еще будем разбирать в дальнейшем. Теперь же отметим полную неубедительность указанных доводов. Более того, мы должны указать, что эти особенности признаков высших систематических категорий получили блестящее объяснение лишь в свете теории Дарвина. Стойкость признаков больших систематических категорий является ложной проблемой. Она лишь отражает естественную субординацию групп, на которой построена наша классификация. Мы именно и объединяем в одну крупную категорию разнообразные формы, обладающие все же общими и, следовательно,

стойкими (при всем разнообразии форм) признаками. Вместе с тем эта стойкость признаков получает свое объяснение в свете эволюционной теории вообще, и теории Дарвина в частности. Представители высшей систематической категории унаследовали свои общие признаки организации от далекого предка. Эти общие признаки и есть именно те, которые фактически оказались стойкими. Их стойкость выростала в процессе эволюции также в связи с усложнением системы связывающих их корреляций [Шмальгаузен, 1938a]. Видовые признаки—это все молодые, недавно приобретенные признаки, и потому об их исторической стойкости еще рано говорить (отдельные признаки в будущем могли бы оказаться и стойкими). Ранняя закладка более общих признаков, характеризующих крупные систематические категории (тип, класс, отряд, семейство), получила свое освещение также лишь с установлением эволюционной теории, как это отметил Дарвин и как это было сформулировано в биогенетическом законе Фр. Мюллера и Геккеля. Лучше всего эти явления эмбрионального сходства ранних стадий и эмбриональной дивергенции признаков, сопровождающейся последовательным развитием от общих признаков к частным (закон Бэра), объясняются именно с позиций дарвиновского учения об естественном отборе [Шмальгаузен, 1938a]. Признаки высших систематических категорий являются не менее приспособительными, чем видовые признаки. Мы уже отмечали, что среди признаков обширных групп организмов имеется больше приспособительных, чем среди видовых признаков. Однако приспособительные особенности больших групп имеют, конечно, более общий характер, чем специальные приспособления отдельных родов и видов. В качестве вывода мы должны отметить, что у нас нет никаких оснований предполагать существование различных движущих сил для трех основных выражений эволюционного процесса: видообразования, дальнейшего расхождения признаков и приспособления организма к окружающей среде.

2. Эволюция и адаптация

Адаптация есть морфофизиологическое выражение взаимоотношений между организмом и средой, познаваемое в их изменениях. При рассмотрении строения и функций любого организма бросается в глаза его прилаженность, приспособленность к данным условиям существования — к субстрату, на котором он держится, к пище, которой он питается, к физическим условиям среды и живущим вместе с ним другим организмам, а также нередко к периодическим и непериодическим изменениям в этой среде. Приспособленность представляет собой одну из наиболее ярких характеристик живых существ. У организмов, живущих в сходной среде, но вступающих с нею в различные отношения,

эта приспособленность получает самое различное выражение. Каждый организм приспособлен к окружающей среде по-своему. Эта разная приспособленность выражается в устройстве всего организма, в особенностях его поведения, в устройстве отдельных органов и их функционировании. Каждый орган по-своему совершенен. Это не означает, конечно, абсолютного совершенства. Наоборот, даже в наиболее совершенных органах (например, глаз позвоночных) всегда имеются те или иные «недоделки», если подходить к их оценке абстрактно, как к целесообразно устроенному инструменту. В конкретных условиях существования орган оказывается вполне целесообразным и имеет именно такое устройство, какое необходимо в данной среде при данном образе жизни. Так, например, глаз рыб «близорук», однако в водной среде возможность использования зрения все равно ограничена небольшими расстояниями, и «дальнозоркость» не дала бы рыбе никаких преимуществ.

Поэтому, хотя мы и видим у разных животных или растений более или менее сложные органы и можем говорить об их большем или меньшем совершенстве, все же очень трудно дать сравнительную оценку их приспособленности. Все они прилажены к той конкретной среде, в которой обитают. Легче дать сравнительную оценку приспособленности различных особей одного и того же вида животных или растений. Здесь задача облегчается тем, что у нас имеется новый и вполне объективный критерий приспособленности.

Таким критерием является жизнеспособность организма в данной конкретной среде, т. е. его фактическое выживание. При этом, однако, нас интересует не просто жизнь особи, а преемственность существования организма — его жизнь в ряду дальнейших поколений. Приспособленность организма к известной среде выражается не только в поддержании своей собственной жизни в этой среде, но и в обеспечении жизни своего потомства. Более приспособленной является та особь, которая при равных условиях данной среды не только сохраняет свою жизнь, но и максимально обеспечивает оставление наибольшего жизнеспособного потомства.

Оптимальный уровень приспособленности вида как целого наступает при достижении стабильной численности и определенного ареала. Увеличение плотности населения доходит при этом также до оптимального предела. Превышение такой нормальной плотности населения ведет к нарушению оптимума приспособленности, выражающемуся в увеличении смертности молоди, распространении инфекций и паразитарных заболеваний, увеличении конкуренции за жизненные средства и т. п.

Следовательно, бóльшая степень приспособленности может достигаться различными путями: например, поднятием собственной организации, связанным с обеспечением сохранения своей

жизни, выработкой мер защиты от истребления, продлением жизни, увеличением плодовитости, заботой о потомстве и мн. др. Во всех этих случаях, однако, только фактическое выживание организма, хотя бы в его потомстве, является вполне объективным критерием приспособленности к данной среде. Нередко указывалось, что в таком широком понимании приспособленность организма к среде не является проблемой, а есть лишь констатация факта жизнеспособности существующих организмов, что входит уже в самое определение понятия жизни. Однако жизнеспособность живых организмов достигается в той или иной среде разными средствами, и вот эти особенности, связанные с различными условиями обитания, нас и интересуют в данном случае. Поскольку в историческом развитии организмов их среда меняется, нас интересует связанность изменений организма и среды, их соответствие друг другу. Одним словом, мы рассматриваем не статическую приспособленность организма к известной среде, а исторический процесс приспособления организма к меняющейся среде.

Если критики теории естественного отбора требуют доказательства того, что известная структура является в большей мере адаптивной, чем другая, и чтобы точно было показано, в чем эта большая адаптивность выражается, то это требование является трудно выполнимым. Мы не изучили еще ни одной организации (даже организм человека) с такой полнотой, чтобы совершенно точно судить о том, какое изменение отдельной части дало бы всему организму какое-либо преимущество в борьбе за существование. Даже о бесполезности рудиментарных органов можно высказываться лишь с очень большой осторожностью. Ведь мы не можем утверждать, что наземным позвоночным более не нужен их жаберный эпителий — он дает начало целому ряду органов с внутренней секрецией.

С другой стороны, это для нас и не так важно: организм приспособляется к окружающей среде как целое, и единственным критерием этой приспособленности целого организма является его выживание в борьбе за существование. Если одна разновидность какого-либо вида выживает в той же обстановке в большей мере, чем другая, близкая к ней разновидность, и постепенно ее вытесняет на данной территории, то мы с достаточным основанием утверждаем, что к условиям данной территории эта разновидность более приспособлена, чем вторая. Так как таких фактов постепенного вытеснения одной формы другой, близкой формой, известно очень много, то и естественный отбор «более приспособленного» здесь доказывается совершенно ясно. Это, однако, не означает возникновения нового адаптивного признака. Мы обыкновенно просто не знаем, чем обусловлена большая выживаемость одной формы по сравнению с другой. Можно быть уверенным, что она никогда и не определяется одним признаком, а

всегда лишь весьма сложным изменением всей организации. Только сложная комбинация мутаций может привести к благоприятному изменению организма.

Во всяком случае, рано или поздно, в результате гибели многих неблагоприятных мутаций и их неблагоприятных комбинаций, возникнет более удачная комбинация, которая начнет вытеснять исходную форму. Критики Дарвина в этом случае говорят: сначала возникла новая форма, а лишь после этого естественный отбор очистил ей дорогу и определил ее дальнейший успех. Возникла же новая форма, будто бы, в результате мутационного процесса (и скрещиваний) независимо от естественного отбора. Это неверно: новая форма возникла в результате огромного отсева наиболее неблагоприятных мутаций и всевозможных не совсем удачных их комбинаций.

Без этого систематического отсева, просто по законам случайного совпадения, благоприятная комбинация столь многих мутаций практически никогда не могла бы осуществиться. Именно сам процесс возникновения приспособления, а не только распространение приспособленного, объясняется теорией естественного отбора.

Если вся эволюция покоится в общем на непрерывном процессе приспособления к меняющейся среде (путем естественного отбора наиболее приспособленных), то это, однако, вовсе не значит, что все отдельные признаки любого вида животных или растений, а тем более все его видовые отличия, имеют приспособительное значение.

Именно потому, что в процессе борьбы за существование выживают наиболее приспособленные особи, а вовсе не только безукоризненно приспособленные (таковых вообще не бывает), происходит естественный отбор целых особей со всеми их не только полезными в данном случае, но и бесполезными, а частично даже вредными признаками. Последнее возможно, если эти вредные признаки присущи всем особям данной популяции или если они связаны с такими полезными признаками, которые перекрывают вредность первых, так что, несмотря на ряд неблагоприятных моментов, эти особи получают все же известные преимущества перед остальными. Во многих случаях элиминация становится столь интенсивной, что преимущества в организации совершенно теряют свое значение по сравнению с преимуществами, даваемыми плодовитостью (хотя бы за счет дефектов в организации). В других случаях соотношения оказываются обратными, и преимущество может получить менее плодовитая форма (при острых формах внутривидовой конкуренции).

В процессе эволюции, в непрерывной смене сред и связанной с этим перестройкой организации, неблагоприятные и даже безразличные признаки постепенно элиминируются. Их связи с полезными признаками разрываются. Для геномных корреляций,

основанных на явлении сцепления, это происходит с легкостью. Однако и другие корреляции не неизменны: они могут видоизменять свой характер, уничтожаться и заменяться другими. Поэтому, если расовые и даже видовые различия нередко относятся к признакам безразличным, то они никогда не входят прочно в организацию данной формы. По мере эволюции они исчезают (заменяясь другими, столь же недолговечными видовыми признаками) и не становятся признаками, характеризующими более крупные таксономические единицы. Быть может, и родовые признаки относятся иногда еще к категории безразличных или кажутся нам таковыми, но характеристики семейств или, во всяком случае, отрядов и классов составляются из таких черт организации, которые следует признать адаптивными.

3. Адаптация и организация

Приспособление организма к факторам внешней среды означает, таким образом, процесс его морфофизиологической перестройки, определяемый изменением этих факторов. Под адаптацией понимаем и результат этого процесса, т. е. наличие физиологической и морфологической приспособленности. Однако это верно лишь при динамическом, а не статическом рассмотрении приспособлений, т. е. при сравнении с иными состояниями приспособленности у родственных форм и учете факторов, ответственных за обнаруженные различия. Процесс приспособления познается, следовательно, сравнением различных фаз этого процесса, т. е. различных уровней приспособленности. Конечно, при сравнении современных форм можно получить лишь косвенные указания относительно направления течения исторических процессов.

Более непосредственные данные могут быть получены при критическом разборе палеонтологических материалов.

Такое ограничение понятия адаптации, понимаемой как процесс приспособления, является необходимым следствием исторического понимания организации и только оно ведет к научному разрешению проблемы приспособления. Это, конечно, не исключает, а, наоборот, подразумевает также научный анализ процессов индивидуального приспособления как результата и возможной базы исторического развития органических форм.

Так как организм в целом и во всех своих частях и функциях так или иначе приспособлен к данным условиям внешней среды и вне этой приспособленности не мог бы существовать, то нередко представляют себе организм как сложный комплекс приспособлений. Если, однако, любые структуры (в статическом аспекте) считать адаптацией, так как они обнаруживают приспособленность к данным условиям существования, то термин «приспособление», или «адаптация», является синонимом термина «ор-

ганизация» и тем самым становится излишним. Любая конкретная структура (орган, признак) сама по себе не есть приспособление, хотя она и приспособлена к условиям существования данного организма. Конкретная лапа не есть адаптация, но она приспособлена в большей или меньшей степени к известным функциям (перемещение тела животного и пр.) в определенных условиях существования и в этом отношении отличается от лап других животных. Она развилась из лапы другого (предкового) животного через процесс приспособления. Различия между этими лапами объясняются (при дивергентном развитии) приспособлением к разным условиям существования. Конкретная функция сама по себе также не является адаптацией, но ее изменение в филогенезе имеет характер приспособления. Само функционирование нельзя рассматривать как адаптацию, но его изменение у отдельной особи в связи с изменениями в факторах внешней среды может быть приспособлением к этим изменениям.

Авторы, рассматривающие всю организацию как комплекс адаптаций, делают ряд ошибок и тогда, когда рассматривают организм в его историческом развитии. По теории Дарвина эволюция идет под знаком непрерывной адаптации организма к меняющейся среде. В этой эволюции организм перестраивается как целое, и это вовсе не значит, что каждая часть, каждый признак обязательно повышают свое адаптивное значение. Отдельная часть может утратить свое приспособительное значение (редукция органов), может его в корне изменить (т. е. новое качество может быть приобретено ценой снижения уровня и приспособленности). Отдельные изменения индифферентного и даже неблагоприятного характера могут быть органически связаны (корреляции) с ведущими адаптациями. Наконец, и многие другие изменения, будучи как бы побочными результатами эволюции, тоже не могут быть названы прямо адаптациями.

Некоторые авторы, последовательно обозначающие все исторические изменения организации как адаптацию (ламаркисты) под давлением противоречащих этому фактов, вынуждены признать возможность «ошибочных» и даже «вредных» адаптаций (*fehlgeschlagene, schädliche Anpassung*, O. Abel).

Приспособление познается только сравнением организмов, стоящих на разных условиях приспособленности. Это не означает, что все различия между родственными формами покоятся на приспособлении. Как только что было разобрано, такие различия могут быть связаны, даже при дивергентной эволюции, с глубокими изменениями в качестве приспособлений (без повышения их уровня), могут быть связаны с утратой приспособлений, а также определяются во многих случаях коррелятивными связями с адаптивными изменениями в других органах. Еще чаще индифферентный и даже неприспособительный характер различий наблюдается при конвергентной и параллель-

ной эволюции. В этих случаях адаптивные различия устанавливаются главным образом лишь в конвергентносходных органах и признаках (так как именно сходства определяются в этом случае приспособлением к сходным условиям существования). Наоборот, бросающиеся в глаза различия, и в особенности многочисленные видовые различия (при параллельной эволюции) применяемые в диагнозах систематиков, в большинстве оказываются неадаптивными (так как они представляют исторический след давно уже пережитой дивергенции, которая в свое время имела в основном адаптивный характер, но в смене условий существования его утратила), как мы это видели при критическом рассмотрении выводов Робсона и Ричардса.

Однако не только исторически сложившиеся различия могут иметь индифферентный неприспособительный характер. В еще гораздо большей степени это относится к «неопределенным», еще совершенно не установившимся признакам, отличающим отдельных особей друг от друга. Большинство мутаций являются неблагоприятными нарушениями нормальной структуры и функций организма. В процессах комбинирования и естественного отбора происходит элиминация безусловно вредных уклонений и постепенное обезвреживание неблагоприятных выражений условно и частично вредных мутаций. В любой популяции происходит накопление нейтрализованных, условно благоприятных, а также, разумеется, всех положительных уклонений. Многочисленные нейтральные индивидуальные особенности колеблющегося характера служат материалом для выработки временных расовых различий, биологическая роль которых весьма ограничена и легко меняется в процессе эволюции. На базе индифферентных различий устанавливаются расовые, а затем и видовые распознавательные окраски, пластические отметины, различия в пахучих железах, в поведении и т. п. Они используются для нахождения особей того же вида и облегчают встречу разных полов. Они имеют, следовательно, свое положительное значение. Однако вряд ли такие признаки можно без оговорки называть приспособительными. Качественная их специфика совершенно безразлична — важно лишь то, чтобы это были отличия, распознаваемые органами чувств данного вида животных. Отметины любого цвета, пятна любой формы лишь используются у птиц. Однако тогда, когда они уже приобрели известное значение, доведение их до максимальной яркости, до большей заметности, может иметь большое биологическое значение. Эволюция пойдет в этом случае под знаком взаимного приспособления особей обоих полов в их окраске, органах чувств, инстинктах. Чем дальше идет дифференциация, чем разнообразнее становятся формы в пределах данной группы, тем большее значение приобретают распознавательные окраски (разнообразие видов и яркость тропических птиц; часто среди воробьиных; особенно — колибри).

В этих случаях ясно виден переход от небольших индифферентных признаков к более постоянным видовым различиям. Все они обычно остаются в пределах сравнительно мало значащих и легко изменяемых черт организации. Однако некоторые такие признаки могут стабилизироваться как приобретающие более постоянное положительное значение и войти в систему ясных приспособительных изменений организма.

Сложность пути прогрессивной адаптации организма не исчерпывается тем, что 1) в эволюции приспособлений используется неприспособительный материал (мутации и их комбинации) и 2) в смене условий существования наличные приспособления теряют свою приспособленность.

Сложность адаптивной эволюции усиливается в особенности тем, что организм в различных своих жизненных отправлениях вступает в разные соотношения с внешней средой, и эти разные соотношения ставят противоречивые требования по отношению к организму. В особенности противоречивы многие требования, предъявляемые организму со стороны общих жизненных функций, направленных на поддержание жизни особи (а через это и оставление ими потомства), и со стороны функций размножения (непосредственно ведущих к оставлению потомства). Адаптация в интересах жизни особи ведет к повышению ее устойчивости, продлению жизни и сокращению плодовитости. Адаптация, направленная на сохранность потомства, связана с повышением плодовитости и нередко приводит к сокращению жизни и слабой приспособленности особи. Иногда поэтому говорят об индивидуальной и видовой приспособленности и противопоставляют эволюцию организма эволюции вида в целом. Это неправильно — эволюция единый процесс и приспособленность особей создается лишь в процессе эволюции вида в целом. Каждая особь приспособлена к жизни в определенной среде лишь постольку, поскольку это требуется для поддержания существования вида. Никакой другой приспособленности не бывает. Однако эта приспособленность может достигаться разными средствами и может поэтому иметь различные выражения.

Приспособленность организма выражается, во-первых, в средствах для поддержания жизни особи, поскольку она обеспечивает оставление потомства и заботу о нем, а следовательно, и поддерживает существование данного вида организмов, и, во-вторых, в средствах для воспроизведения приспособленных форм в потомстве. Последнее регулируется через внутривидовые соотношения (изменчивость, наследственность, спаривание, размножение, забота о потомстве, полиморфизм, внутривидовая конкуренция и мн. др.) нередко за счет жизненных ресурсов и самой жизни отдельных особей. Противоречивость эволюции приводит к весьма значительной относительности приспособительного зна-

чения различных признаков. Признаки, приспособительные в одном отношении, могут быть безусловно вредными в другом.

Увеличение размеров тела связано с более экономичным обменом, в особенности у теплокровных животных, оно увеличивает мощность организма как хищника и дает средства защиты от врагов. При специализированном питании оно требует, однако нередко большой затраты энергии на добывание пищи. Увеличение размеров связано также с продлением роста и жизни животного, с замедлением темпов размножения, а следовательно, с медленной сменой поколений и малой эволюционной пластичностью. В особенности многие приспособления для размножения и ухода за потомством связаны с ущербом для других жизненных функций и нередко ставят организм перед известными опасностями.

Сюда относятся, например, яркие окраски, звуки и запахи, издаваемые многими животными, привлекающие и возбуждающие особей другого пола; Дарвин обратил особое внимание на эти противоречия и создал теорию полового отбора для объяснения некоторых таких явлений. Многие ярко выраженные вторичнополовые признаки не могут быть безоговорочно названы приспособлениями — они являются таковыми только в отношении функций размножения. Еще резче выступают противоречия в факторах и путях эволюции во многих случаях «инадаптивной» специализации, как показателя неблагоприятно сказывающихся взаимоотношений между организмом и средой, которые рано или поздно ведут к вымиранию (см. далее). Во всех этих случаях эволюция идет, как и всегда, по пути неуклонного приспособления организма, в особенности к тем факторам внешней среды, которые в данное время имеют решающее значение для существования вида. Однако наличие взаимозависимостей, обладающих известной косностью (объясняющейся их сложностью), затрудняет гармоническую перестройку организма как целого. В организме сохраняются связи и признаки, утратившие свое значение и, быть может, даже вредные в новых условиях существования. В некоторых случаях адаптивная эволюция по ведущим признакам организации сопровождается другими изменениями, которые сами по себе не могут быть названы приспособительными. Возможны и другие побочные результаты эволюции, которые не укладываются в рамки прогрессивной адаптации. Так, например, прогрессивная стабилизация половых признаков одного пола (адаптивный процесс) может на известном уровне этой стабилизации привести к передаче этих признаков на другой пол. Это касается как вторичнополовых признаков, так и частей полового аппарата [Шмальгаузен, 1945]. При такой передаче признаков с одного пола на другой они иногда не приобретают адаптивного значения у этого пола и даже обесцениваются у исходного пола. Такие побочные результаты адаптивной эволюции не могут быть

названы приспособительными. Приспособленность организма, следовательно, не абсолютна. Она выражается лишь в соотношениях всего организма, т. е. всего онтогенеза в целом с факторами данной, ему свойственной внешней среды. Полная приспособленность невозможна еще и потому, что условия существования непрерывно меняются. Она и совершенна лишь ровно настолько, насколько обеспечивает выживание такого числа особей и оставление такого потомства, что численность данного вида поддерживается в среднем на постоянном уровне. Вместе с тем приспособленность организма в целом не означает полной приспособленности всех частей и признаков и, притом, на всех стадиях развития. Как приспособленность, так и неприспособленность организма выражаются в связях организма с внешней средой, в их противоречивом единстве, которое вовсе не является полной гармонией. Менее приспособленные особи постоянно гибнут в борьбе за существование, а менее приспособленные виды — вымирают, вытесняясь более приспособленными. Абсолютизация понятия «приспособленности» есть плод метафизической мысли. Если все приспособлено, нет никаких противоречий, господствует равновесие и нет никаких материальных мотивов для эволюции. В этом случае приходится допустить наличие нематериальных творческих факторов эволюции. Это — неизбежный вывод, следующий из признания абсолютной приспособленности организмов. Он ведет только к идеализму, а не к научному познанию эволюции. По теории Дарвина эволюция покоится на материальных основах, и естественный отбор как движущий фактор определяется реальными противоречиями между организмом и средой, между особями данного вида, между тем, что в них устарело, утратило свою приспособленность в новых условиях и тем новым, что в них выдвигается на смену старого.

По теории Дарвина, приспособленность организма к определенной среде вырабатывается в процессе его эволюции. История организма и есть история его приспособления к меняющейся среде. Теория естественного отбора наиболее приспособленного организма является, следовательно, вместе с тем и теорией эволюции. История приспособлений неотделима от истории организмов. Однако неоднократно противники Дарвина указывали и до сих пор еще указывают (Робсон и Ричардс), что такое объединение неправильно, что естественный отбор, быть может, и играет известную роль в выработке приспособлений, но нет никаких данных утверждать, что этим же путем создавалась и сама организация. Такие взгляды ведут свое начало еще от Ламарка или, точнее, еще от идеалистической морфологии додарвиновского времени.

В теории Ламарка история приспособления организма к внешней среде была оторвана от истории происхождения самой организации. Если первая объясняется действием меняющейся среды

(главным образом через упражнение и неупражнение органов), то вторая будто бы покоится на действии внутренних сил самого организма. Это разделение признаков на организационные и приспособительные перешло затем к ламаркистам последарвиновского периода и ко многим автогенетикам. Ламаркизм не может объяснить явлений прогрессивного усложнения и повышения организации в ряду живых существ действием (непосредственным или через функциональную деятельность) факторов внешней среды. В теории Ламарка среда ответственна лишь за процессы дифференциации и специализации; она увеличивает разнообразие форм, но не поднимает их на высшую ступень организации. Наоборот, правильная «градация» организмов лишь нарушается и затемняется из-за их приспособлений к различным частным условиям существования (Ламарк). Правильная «градация», или «совершенствование», организмов определяется своими внутренними закономерностями, которые понимаются отдельными авторами по-разному. Иногда их представляют себе механистически по аналогии с физическими процессами [Nägeli, 1884; Abel, 1928], или по аналогии с физиологическими процессами индивидуального развития (В. Вааген), или, чаще, даже индивидуального роста (Эймер, Д. Соболев), в котором механисты не случайно видят наиболее яркую характеристику развития. Еще чаще «совершенствование» пытаются «объяснить» действием психических факторов, — как «стремление», «волю», — или действием еще более мистических факторов — как «жизненный порыв» Бергсона. Наконец, в последнее время резкий упадок теоретической биологии в буржуазных странах приводит к возрождению чуть ли не средневековых представлений о заложенном в организмах едином творческом начале.

Само собой разумеется, что все эти «теоретики» выступают с более или менее резкой критикой дарвинизма, так как самого существования борьбы организмов за жизнь и вытекающего отсюда естественного отбора они отрицать не могут, они идут по пути вульгаризации понимания борьбы за существование, дискредитации всей дарвиновской концепции и, прежде всего, снижения роли естественного отбора. Не только ламаркисты, но и генетики-мутационисты, начиная с де Фриза и кончая Т. Морганом, отрицают творческую роль естественного отбора и в лучшем случае приписывают ему значение решета, отбирающего годные в данных условиях формы и уничтожающего негодные. Естественный отбор, якобы, не только не создает новых форм, но даже уменьшает их разнообразие. Нередко при этом продолжают держаться введенного Ламарком деления на признаки организационные и приспособительные, полагая, что только в выборе вторых естественный отбор мог проявлять свое (по существу отрицательное) действие.

Нам следует разобрать, насколько основательно такое разграничение признаков организма и можно ли его вообще провести в конкретных случаях. Обычно противники Дарвина понимают под приспособлением лишь более или менее внешние признаки, явно связанные с той частной средой, в которой данный организм обитает. Сюда относятся, например, пассивные и активные средства защиты (покровительственная окраска и форма и т. п., различное вооружение, средства передвижения), орудия нападения и захватывания пищи, приспособления к пребыванию в той или иной среде (гидростатические аппараты водных животных, телескопические глаза и органы свечения глубоководных рыб, панцири прибрежных форм, строение конечностей наземных позвоночных в связи с их образом жизни и т. п.). Остальное, т. е. главным образом внутреннее строение, они относят к «организации».

Прежде всего, отметим, что мы не можем отделять внешнее строение организма от внутреннего. Если мы, вместе с А. Н. Сегерцовым, держимся деления на «экзосоматические» и «эндосоматические» органы как на части организма, непосредственно или лишь посредственно связанные с внешней средой, то все же мы не упускаем из виду условность такого разграничения. Органы захватывания пищи непосредственно связаны со средой, однако эта же самая пища, характерная для данной среды, поступает затем в кишечник. Внутренний орган — кишечник — вступает таким образом почти в непосредственную связь со средой. После соответственной обработки пищевой материал переходит в кровеносную систему, в которую с другой стороны (в органах дыхания) поступают из окружающей среды газы (главным образом, кислород), и кровеносная система связана, таким образом, с внешней средой, не только в некоторых органах. Через почки она выделяет продукты распада наружу. Вместе с тем, кровеносная система реагирует все же и на непосредственные механические, температурные или световые раздражения внешней среды. Все части нервной системы теснейшим образом связаны через систему рецепторов с внешней средой. Эта связь приобретает лишь в разных частях организма свой, особо специализированный характер, благодаря которому отдельные части нервной системы становятся в связь лишь с определенными факторами внешней среды. Это касается собственно всех органов, но только в различной степени. Хотя «внешние» органы остаются доступными для большего числа внешних раздражений, они также специализируются на вполне определенных связях с известными сторонами внешней среды. «Внутренние» органы в отличие от «внешних» лишь изолируются в несколько большей степени от всех других факторов. Легкие позвоночных становятся «внутренним» органом благодаря защите от очень многих непосредственных воздействий среды (включая защиту от ничтожных механических раздражений пы-

левыми частицами, а у теплокровных — даже защиту от низких температур воздуха), но они сохраняют самую непосредственную связь с атмосферными газами. Внутренний скелет весьма хорошо изолируется от различных факторов среды, но несет зато всю механическую нагрузку, определяемую положением организма во внешней среде. Таким образом, ни один орган не может быть безоговорочно назван «внутренним» и не может быть противопоставлен в этом отношении «внешним» органам, которые нередко также, несмотря на свое внешнее положение, прекрасно изолированы от большинства раздражителей внешней среды, кроме своих специфических (например, органы чувств).

Можно ли говорить об «организации» независимо от «адаптации»? Адаптация означает лишь конкретное оформление органа в связи с данными условиями среды. Хотя мы путем сравнения доходим обычно до принятия некоторой обобщенной типичной структуры органа, как она описывается в сравнительной анатомии, однако не нужно забывать, что такие обобщения представляют лишь искусственное отвлечение от ряда частных приспособлений, делаемые для того, чтобы выделить наиболее существенную основу, на которой развились эти частные адаптации. Это вовсе не значит, что сама основа организации не адаптивна. Наоборот, можно показать, что и она приспособительна, что при отвлечении от частных приспособлений у нас всегда остается еще приспособление к более общим условиям среды. Возьмем конкретный пример строения конечности наземных позвоночных. Эта конечность может иметь самое различное строение: она может быть длинной, с сокращенным числом пальцев у бегающих форм, или с хватательными пальцами у лазающих, короткой лопаткообразной — у роющих, или с пальцами, связанными перепонкой, — у плавающих. Однако, независимо от этих частных приспособлений, конечность представляет в своей основе сложный рычаг, поддерживающий тело при передвижении. И в наиболее обобщенной форме эта конечность обладает определенной функциональной организацией. Конечность всякого наземного позвоночного построена по типу сложного рычага, приспособленного для перемещения тела. Не существует никакой «организации», даже и самой «глубокой», которая не была бы адаптивной. При попытках отвлечения от частных приспособлений органа остается некоторая общая форма или схема органа. Однако и эта схема немыслима вне той общей функции, в связи с которой исторически развивался данный орган.

С этой точки зрения организация живых существ является всегда адаптивной. В любой части организма можно показать ее приложенность в строении и функциях к другим частям и даже ее участие в общих жизненных отправлениях всего организма, в которых всегда ясно сказывается «приспособленность» к той среде, в которой этот организм нормально находится.

В процессе эволюции происходит непрерывное накопление адаптивных признаков и отбрасывание безразличных. В смене сред происходит как постоянное отбрасывание адаптивных признаков специального характера, связанных с данными частными средами, так и аккумуляция адаптивных признаков наиболее широкого значения. Таким образом, в ходе естественной истории развития организмов происходит объективный процесс формирования общих основ организации, связанных с наиболее широкими приспособлениями, характерными для целых отрядов, классов и типов (подобный субъективному познанию «типа» путем отвлечения от менее постоянных признаков, характерных лишь для некоторых представителей, входящих в состав данной группы организмов). Характеристикой «типа» являются, следовательно, те черты организации, которые в общей своей форме приобрели длительное значение, благодаря широкому характеру адаптации к разным условиям существования (при разных условиях они соответственно видоизменяются, но не теряют своего значения).

Таков, например, позвоночник, гибкая центральная скелетная ось, сохраняющая свое общее значение при разных способах передвижения животного, хотя, конечно, видоизменяющаяся, в частности, в особенности при переходе из водной среды в наземную (развитие суставов) и, далее, в воздушную (срастание позвонков). Такова и вся центральная нервная система позвоночных, лишь видоизменяющаяся в различных классах, но построенная на одной общей основе. Это касается также кишечника и кровеносной системы. Уже в выделительной системе перестройка столь значительна, что приобретает кажущийся характер смены различных почек (головной, туловищной и тазовой). В органах дыхания мы имеем, однако, действительную смену органов водного дыхания — жабер рыб — органами воздушного дыхания — легкими, которые характерны, следовательно, не для всего типа, а лишь для некоторых классов. В различных классах — у амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих — легкие построены весьма различно, приспособительно к специфичной их функции в данных группах животных, однако как легкие, т. е. как органы, «в общем» приспособленные к воздушному дыханию, они характерны для всех этих групп (включая формы, переходящие вновь к жизни в воде). Млечные железы как приспособление для питания молоди характерны только для одного класса — млекопитающих. Копыта, создающие прочную защиту пальцев и приспособленные к быстрому бегу по плотной почве, характерны для определенной группы млекопитающих («копытных» в широком смысле). Доловитовидные резцы с постоянным ростом как приспособление для разгрызания относительно твердой растительной пищи характерны для одного лишь отряда грызунов. Любые характеристики крупных отделов животных содержат всегда лишь

признаки широкого адаптивного значения. По мере перехода к менее крупным подразделениям появляются и такие характеристики, адаптивное значение которых не так ясно бросается в глаза. Наконец, как мы уже отмечали, виды отличаются друг от друга лишь отдельными весьма трудно уловимыми признаками, имеющими значение весьма специальных адаптаций. Основные их характеристики охватывают обычно множество безразличных признаков. К этому остается еще добавить, что встречающиеся в природе отдельные мутации всегда отличаются индифферентными (обезвреженными) признаками, а новые мутации, наблюдаемые в экспериментальных условиях, всегда более или менее вредны.

Все это вместе с ранее сказанным дает ясную картину постепенной переработки сырого (и потому бесполезного или даже «вредного») мутационного материала в процессе эволюции. Из комбинаций неблагоприятных мутаций получаются безразличные отклонения, а из последних в известных условиях создаются и благоприятные (при данных обстоятельствах) сочетания. В постоянной смене сред происходит непрерывное отбрасывание ненужных более признаков, утеравших свое адаптивное значение, и постоянное накопление тех черт организации, которые все время сохраняют свое положительное значение в постоянном приспособлении к меняющимся условиям существования.

Из таких признаков более широкой адаптации постепенно вырабатывается общая основа строения организма, которая образует то, что принято называть его «организацией». При этом не следует упускать из внимания и непрерывный процесс взаимного приспособления органов, процесс усложнения связывающей их системы корреляций, благодаря чему вся эта организация приобретает особенно устойчивый характер.

И здесь мы должны, следовательно, отметить, что у нее нет никаких оснований предполагать существование различных факторов, определяющих развитие приспособлений и развитие самой организации. Организации, независимой от приспособлений, просто не существует. Вся организация характеризуется именно наиболее широкими адаптациями, которые в конкретных видах организмов получают свое специализированное выражение и дополняются рядом индифферентных «признаков».

Вся организация развивается, таким образом, в результате непрерывного процесса адаптации. Однако не правильно было бы рассматривать организацию просто как комплекс адаптаций. Как было уже разобрано в предыдущей главе, приспособленность всей организации в целом, на всех стадиях ее развития, к специфическим для этих стадий условиям внешней среды вовсе не означает, что любой признак эмбриона, личинки или взрослого животного может быть назван приспособлением. Трудно назвать приспособлениями важнейшие признаки, входящие в общий план

организации животного (например, число конечностей у членистоногих, число жаберных щелей у хордовых). Даже и в том случае, если мы ограничиваем понятие адаптации только процессами приспособления и их результатами (при сравнительно морфологическом исследовании), все же мы должны признать наличие отдельных процессов неприспособительного характера. Такие процессы определяются коррелятивными связями с приспособительными изменениями ведущего характера и являются как бы побочными результатами адаптивной эволюции организма в целом. Не только в организме как целом, но и в отдельных органах основы их строения определяются историей, т. е. последовательной сменой прошлых адаптаций. Эта историческая база организации не является приспособлением в настоящее время. Хотя орган в целом и оказывается приспособленным к своим современным функциям, но его строение полностью не объясняется его современной биологической ролью. Соответственно и рудиментарные органы не могут быть названы адаптациями. Даже и в тех случаях, когда они несут весьма существенные функции, они не могут быть безоговорочно названы адаптациями. Само функционирование также не является адаптацией. Только в том случае, если рудиментарный орган испытал заметное изменение строения, которое объясняется изменением его новых функций, мы можем говорить о его приспособлении. Рудименты как остатки прошлых адаптаций могут быть объектом новых адаптаций. Однако строение их не объясняется полностью только приспособлением к этим новым функциям — в нем имеется также неадаптивный теперь след исторического прошлого. В еще большей степени это касается провизорных рудиментов эмбриональных стадий развития. В большинстве случаев их наличие объясняется сохранением морфогенетических связей с важнейшими формообразовательными процессами. Значит, эти рудименты имеют свою специфическую эмбриональную функцию — они входят как существенный элемент в общую формообразовательную систему зародыша. И однако нельзя говорить о таких органах как о «приспособлениях». Рудиментарный глаз протея быть может и входит как существенная часть в систему развивающегося организма, однако его строение не объясняется его современной функцией.

Строение эмбриона на любой стадии его развития, конечно, полностью приспособлено к условиям его существования и, однако, сложность этого строения никак не объясняется простой, а у высших позвоночных и весьма постоянной средой его обитания. Оно объясняется историей этого эмбриона. Эмбриональные зачатки вообще не лишены функции и они наверное полностью приспособлены к несению этих эмбриональных функций. Однако эмбриональный зачаток глаза развивается соответственно своей будущей функции как органа зрения. Глаз зародыша не функцио-

нирует как орган зрения, однако в нем видны уже все черты приспособления к этой функции. Эмбриональные структуры не объяснимы полностью с точки зрения их наличной эмбриональной функции. В них можно найти историческую базу их организации (развившуюся на основе прежних адаптаций), можно установить зачатки адаптаций взрослого животного, но можно уловить и приспособление к эмбриональным условиям существования. Этого, однако, недостаточно, чтобы такие структуры назвать безоговорочно адаптациями.

Организация развивается в результате последовательной адаптации и немыслима без этой адаптации. Организация и адаптация составляют неразрывное единство. Однако нельзя также приравнивать организацию к адаптации. Эволюция — единый процесс. Направляющую роль в этом процессе играет естественный отбор наиболее приспособленных особей, который и приводит через непрерывную смену адаптаций к прогрессивному усложнению организации.

4. Масштабы эволюции

Еще Эд. Коп видел резкое различие между процессами видообразования и эволюции. Подобным же образом и Ю. Филиппченко полагал, что лишь мелкие таксономические единицы являются результатом дифференциации в пределах вида. Они формируются под влиянием процессов мутирования и естественного отбора в зависимости от местных экологических условий. Между тем процесс эволюции, связанный с образованием новых форм и постепенным усложнением организации, имеет, по его мнению, иной характер, и его движущие силы остаются пока еще не вскрытыми. Сходных взглядов держится Р. Гольдшмидт, различающий микро- и макроэволюцию. Первая имеет приспособительный характер, а вторая связана с развитием организационных признаков. Мы уже разбирали эти вопросы (глава II) и отметили неправильность противопоставления приспособительных и организационных признаков. По теории Дарвина, именно вся организация развивается в результате непрерывного процесса приспособления.

В новейшее время к этим вопросам возвращается Симпсон [G. Simpson, 1944]. Он подчеркивает отсутствие принципиальных различий между эволюционными процессами различного масштаба. С такой оговоркой он считает возможным признать *микроэволюцию*, как изменения происходящие внутри потенциально непрерывных популяций, и *макроэволюцию*, как процессы возникновения и дивергенции обособленных групп (видов и родов). Однако Симпсон отмечает, что для палеонтолога и «макроэволюция» является по существу эволюцией малого масштаба. Его интересуют в большей мере процессы возникновения выс-

ших категорий и обособления новых филогенетических ветвей. Однако изучение этих процессов обычно затрудняется отсутствием переходных форм в ископаемых фаунах. Это, несомненно, в какой-то мере отражает качественное своеобразие процессов образования высших систематических групп, и Симпсон полагает в этом случае возможным говорить о *мегаэволюции*. Он дает анализ происхождения разрывов в палеонтологическом материале и разбирает, кроме многих частных причин, объясняющих вообще неполноту геологической летописи, также некоторые общие причины. По его мнению, они сводятся к тому, что исходные группы были малочисленны и занимали небольшой ареал; они эволюционировали очень быстро и были представлены небольшими формами.

Симпсон дает также и качественную характеристику эволюции разных масштабов. Подобно многим другим авторам и, в частности, Осборну, он различает «специацию» (speciation) и «филетическую эволюцию» (Phyletic evolution). Под первой он понимает местную дифференциацию форм, связанную с разделением данной адаптивной (экологической) зоны на подзоны. В основном процесс специации охватывает образование подвидов, частично — видов и реже ведет к образованию родов. Под филетической эволюцией понимается постепенное преобразование организмов в одном направлении, в пределах одной адаптивной зоны.

Наконец, Симпсон вводит еще понятие «квантовой эволюции» (Quantum evolution), которая характеризуется быстрым перемещением популяции из одной адаптивной зоны в другую через промежуточные этапы инадаптивного и преадаптивного состояний. При этом популяция находится в течение некоторого времени в критическом положении, и организм должен преодолеть известный пороговый уровень. По Симпсону этот путь эволюции предполагает в каждом случае определенное «количество» изменения. Он протекает, якобы, в малых изолированных популяциях и ведет к образованию новых крупных таксономических подразделений.

Мы в дальнейшем посвятим вопросу о типичных направлениях эволюции и их качественной характеристике особый раздел (глава V). Здесь отметим лишь, что филетическая эволюция Симпсона охватывает наши представления о теломорфозе, а квантовая эволюция соответствует нашим понятиям: «алломорфоз» и «ароморфоз». Квантовая эволюция возможна при наличии преадаптации как необходимой предпосылки для перехода в новую экологическую зону. Симпсон полагает, что такая преадаптация может возникнуть в результате случайного фиксирования благоприятных мутаций в малых изолированных популяциях. При этом он считает, что организм иногда приобретает приспособления, которые дают ему преимущества не толь-

ко в данной среде, но и за пределами той экологической зоны, в которой они возникли. Мы также считаем (глава V), что в основе крупных эволюционных преобразований (ароморфозов) лежат именно такие приобретения, которые оказываются приспособительными за пределами той среды, где развивался организм и которые дают ему возможность завоевания новых экологических зон и пространств. Однако мы решительно возражаем против предположения, что такие приспособления могут возникнуть в результате случайных процессов, протекающих в малых популяциях. Это возможно лишь в результате интенсивного отбора в разнообразных условиях существования обширных дифференцированных популяций.

Что касается вопроса о масштабах эволюции, то мы считаем, что в основе всех эволюционных преобразований лежат одни и те же факторы. Хотя эти факторы отчасти меняются в процессе самой эволюции, меняются направления, а также темпы и даже качественная характеристика эволюционного процесса, мы не можем выделить какие-либо особые, принципиально отличные формы эволюции. В едином процессе эволюции протекают, однако, изменения различного масштаба, приводящие иногда к весьма различным результатам.

Реальной единицей жизни является только особь, а реальными объектами эволюции — только линия (при бесполом размножении), конкретная популяция или вид в целом. Весь процесс эволюции протекает только в видах, и движущие его силы заключаются внутри видов. Естественный отбор основан на избирательной элиминации особей, т. е. на внутривидовом их соревновании (внутривидовая «борьба»). Внешняя среда с ее неорганическими и биотическими (межвидовая «борьба») факторами определяет течение эволюции только через указанные внутривидовые соотношения. Основные факторы эволюции и ее механизм — едины для всего органического мира.

Каждый вид эволюирует в значительной мере независимо от других видов. При значительном их расхождении могут, казалось бы, сгладиться следы родства расходящихся форм. Однако исторические основы организации упорно удерживаются в течение дальнейшей эволюции, так как они представляют результат аккумуляции широких приспособлений, не теряющих своего значения в последовательных сменах обстановки. Кроме того, эта наличная уже организация определяет в значительной мере пути дальнейшей эволюции. Родственные организмы сохраняют, следовательно, общие основы строения своих предков и в своей дальнейшей дивергенции развиваются во многом параллельно. Таким образом, несмотря на самостоятельную эволюцию отдельных видов, они не теряют своей организационной общности и в дальнейшей эволюции остаются во взаимной связи, выражающейся в определенном таксономическом соподчинении. Отсюда и вытека-

ст картина закономерной эволюции целых родов, семейств, отрядов и классов.

При сравнении эволюции различных организмов и, в особенности, при изучении расхождения близко родственных форм можно также установить некоторые различия на разных этапах дивергенции, а также в масштабах этой дивергенции. На первых этапах расхождения признаков отдельных популяций одного вида происходит еще более или менее свободное скрещивание между особями обеих популяций. По мере возникновения тех или иных форм частичной изоляции, происходит обмен мигрантами и, следовательно, скрещивание, хотя и ограничено, но все же возможно. Наконец, наступает момент полного обособления, когда скрещивание совершенно прекращается и становится невозможным вследствие развития различных форм физиологической изоляции. Как правило, этот момент совпадает с образованием новых видов. Сетчатое родство между расходящимися формами прекращается, дальнейшая их эволюция идет независимо, а родственные отношения ограничиваются общностью их происхождения от более или менее отдаленных исходных видов.

Таким образом, внутривидовая дифференциация отличается от дальнейшего расхождения форм наличием панмиксии. Свобода скрещиваний, однако, все более ограничивается, по мере обособления новых форм, и панмиксия из реальной становится лишь потенциальной. Наступающая, наконец, физиологическая изоляция ведет к полному обособлению путей дальнейшей эволюции зародившихся новых видов. Только в этом имеется отличие дальнейшей дивергенции (макроэволюция) от начальных ее этапов, протекающих внутри вида (микроэволюция). Дивергенция новых видов может идти с различной интенсивностью в течение более или менее значительного времени.

Соответственно она может привести к большему или меньшему их расхождению. Предел этого процесса расхождения определяется реальными возможностями выхода из конкуренции. Для специализированного организма уже небольшое расхождение в дальнейшей специализации может привести к экологическому обособлению и полному снятию пищевой конкуренции (см. главу IV, 2). Для неспециализированного организма, попадающего в благоприятные условия существования и размножения, конкуренция смягчается лишь при очень большом расхождении. Поэтому расхождение признаков у неспециализированного организма может идти с большей интенсивностью (острая конкуренция ближайших форм) и привести к большим таксономическим перерывам (мегаэволюция). Неспециализированный организм попадает, однако, в благоприятные условия размножения лишь в том случае, если он приобретает какие-либо приспособления широкого значения, дающие ему преимущества в разнообразных условиях существования (а следовательно, и возмож-

ность конкурировать со специализированными организмами). Тогда он получает возможность расселения и завоевания новых экологических зон (квантовая эволюция Симпсона, морфофизиологический прогресс А. Н. Северцова). Поэтому родоначальниками больших филогенетических ветвей (а следовательно, и больших таксономических подразделений) были всегда неспециализированные организмы (Эд. Коп). В основе их развития лежат некоторые приобретения общего значения, которые поставили организм в благоприятное положение, способствовали быстрой его эволюции и подъему организации на высший уровень (ароморфоз, см. главу V, 5).

Весь процесс эволюции протекает только в конкретных видах, под влиянием одних и тех же факторов. Однако он может протекать с различной и иногда очень большой скоростью, может идти в разных направлениях и вести к очень значительной дивергенции родственных форм, которые при вымирании промежуточных дают начало большим таксономическим единицам, разделенным значительными перерывами.

5. Эволюция как единый процесс, руководимый естественным отбором (творческая роль естественного отбора)

Эволюция — единый процесс, и хотя этот процесс в разных конкретных условиях и приобретает различные формы (как это разобрано далее), но в его основе лежат в общем одни и те же факторы. Он движим одними и теми же противоречиями между размножаемостью и истребляемостью, которые выражаются в борьбе за существование и разрешаются образованием новых форм путем естественного отбора наиболее приспособленных к данной среде особей. Естественный отбор не только играет роль фильтра или решета, отсеивающего негодное и оставляющего для размножения подходящий материал, но действительно создает новые формы. Эта творческая роль естественного отбора выражается в следующих процессах, характеризующих эволюцию:

1. В процессе естественного отбора из *вредных мутаций* создаются *безвредные* (путем комбинирования мелких мутаций), а в известных условиях — и благоприятные наследственные изменения. Без естественного отбора случайное установление таких комбинаций было бы совершенно невозможно.

2. В процессах естественного отбора благоприятных комбинаций наследственных изменений происходит их связывание, т. е. установление и преобразование корреляций, первоначально, очевидно, на базе явлений плейотропизма и сцепления факторов (интеграция).

3. В процессе естественного отбора происходит дифференциация популяций, расхождение признаков, характеризующих осо-

бей отдельных популяций, соответственно частным условиям среды и возникновение многообразия форм на месте прежнего однообразия.

4. Естественный отбор ответствен и за *выработку приспособлений* к различным сторонам данной среды и за историческую аккумуляцию адаптаций общего значения.

5. Путем естественного отбора наиболее жизнеспособных организмов происходит выработка взаимных приспособлений органов и историческая аккумуляция корреляций, связывающих всю организацию в более стойкое целое (интеграция).

6. В процессе естественного отбора происходит на известных этапах эволюции поднятие организации на высшую ступень, через внутреннюю дифференциацию строения (органов) и функций с одновременной интеграцией, т. е. усложнением системы связывающих их зависимостей.

7. В результате установления определенной организации ограничивается тем не менее возможность дальнейших изменений и определяются пути эволюции преимущественно в направлении дальнейшей специализации. Сама организация определяет вместе с тем и возможности возникновения и пределы осуществления жизнеспособных мутаций и их специфику.

Глава III

ЦЕЛОСТНОСТЬ ОРГАНИЗМА В ИЗМЕНЕНИЯХ ЕГО СООТНОШЕНИИ С ВНЕШНЕЙ СРЕДОЙ

1. Корреляции и координации

В процессе эволюции организм приспособляется к меняющейся среде как целое и, следовательно, полностью перестраивается. Перестраивается вся организация и соответственно изменяются корреляции, связывающие все части и органы в одно целое. Если бы в процессе эволюции какой-либо формы животных корреляции, связывающие ее организацию в одно целое, могли оставаться неизменными, то и соотношения между коррелятивно связанными органами оставались бы в общем одними и теми же. Так как в действительности в процессе эволюции соотношения между органами непрерывно меняются, то это указывает на то, что изменяются и те корреляции, которые ответственны за развитие этих соотношений.

Если при сравнении родственных животных устанавливается закономерное изменение соотношений между двумя или более

органами, то можно предполагать существование известной взаимозависимости в их эволюции. Это предположение можно считать правильным, во-первых, если между этими органами существует индивидуальная корреляция, или, во-вторых, если эти органы по своей функции определенным образом связаны с некоторыми особенностями окружающей среды. В первом случае координированное изменение органов в эволюции животного означает закономерное наследственное изменение в их взаимозависимостях (изменение коррелятивной связи). Во втором случае координированное изменение органов означает закономерное смещение их соотношений с определенными факторами внешней среды. Эти относительные изменения могут иметь разный характер и выражаться в одноименных или разноименных изменениях [Шмальгаузен, 1939а]. По характеру связи между координированно меняющимися (в эволюции) органами мы различаем: 1) биологические координации, 2) динамические координации (морфофизиологические координации А. Н. Северцова) и 3) топографические координации (А. Н. Северцов).

1. *Биологические координации* означают закономерное изменение в соотношениях между органами, не связанными непосредственными корреляциями в индивидуальном развитии животного. Они строятся, следовательно, на индивидуально независимых изменениях органов, которые лишь посредством естественного отбора приобретают координированный характер. Изменения биологически координированных органов являются всегда адаптивными.

2. *Динамические координации* означают закономерное изменение в морфологических и функциональных соотношениях между органами, связанными эргонтическими или, сверх того, и морфогенетическими корреляциями. Эти координации определяются, следовательно, закономерным наследственным изменением эргонтических и морфогенетических корреляций, регулирующих соотношения этих органов в индивидуальном развитии.

3. *Топографические координации* — это закономерное взаимное смещение граничащих друг с другом органов, которые, сохраняя топографическую связь, меняют свои соотношения. Эти координации определяются закономерным изменением (в эволюции) конкретных морфогенетических корреляций, связывающих данные органы в индивидуальном развитии животного и определяющих в основном развитие топографических соотношений органов. Топографические координации строятся на наследственных изменениях частей, связанных морфогенетическими корреляциями.

Как топографические, так и динамические координации являются, следовательно, выражением известных закономерностей в эволюционных изменениях системы индивидуальных корреляций. Они строятся на последних, но, конечно, с ними не идентичны.

Наоборот, они обязательно означают их конкретное наследственное изменение, которое через естественный отбор приобретает строго закономерный характер. В общем, эти изменения имеют характер наследственного взаимного приспособления органов (коадаптация).

В процессе эволюции происходит координированное изменение соотношений органов, так как в эволюирующем организме при всех изменениях его частей должно поддерживаться соответствие между пространственно и функционально связанными частями организма, а также соответствие отдельных изменений требованиям окружающей среды. И в индивидуальном развитии отдельные части организма изменяются в определенных соотношениях, и это регулируется связывающими их корреляциями. По внешности этот регулирующий механизм является как будто тем же самым, и раньше обычно не отличали координаций (особенно динамических, т. е. «функциональных») от корреляций (особенно эргонических, т. е. «функциональных»). Однако, как уже отмечено, факторы, лежащие в основе этих взаимозависимостей, совершенно различные. Корреляции — это физиологические взаимозависимости в процессах индивидуального формообразования; они познаются в эксперименте и исторически развиваются на базе явлений плейотропизма. Координации — это взаимозависимости в процессах филогенетических преобразований (в эволюции). Исторически они развиваются либо на базе наследственных изменений частей, связанных системой корреляций, т. е. с неизбежным изменением последних, либо на базе наследственного изменения частей, непосредственно корреляциями не связанных (биологические координации).

Различия между корреляциями и координациями входят, следовательно, в общую систему различий между закономерностями индивидуального развития (онтогенеза) и закономерностями исторического формообразования (филогенеза). Последние неизмеримо сложнее и не могут быть сведены к первым даже тогда, когда между ними имеется кажущееся сходство. Так, например, филогенетическое увеличение размеров тела (вплоть до гигантизма), так часто наблюдаемое в отдельных специализированных ветвях и ясно прослеживаемое на палеонтологическом материале, никак не может рассматриваться как простой рост. Филогенетический «рост» покоится на иных основаниях, чем обычный индивидуальный рост, и строится на естественном отборе самых крупных особей, т. е. на систематическом нарушении норм индивидуального роста.

Возможно, что в процессе эволюции какой-либо формы некоторые характерные ее корреляции остаются неизменными. В этом случае соотношения между коррелированными органами не меняются. Никаких координаций тогда установить не удастся, так как нет закономерного изменения соотношений. Иногда действи-

тельно кажется, что организм изменяется в известном направлении без особых изменений соотношений. Таков как раз только что приведенный пример филогенетического «роста», ведущего иногда к гигантизму (то же относится и к филогенетическому уменьшению). Здесь нужно несколько уточнить понимание изменения соотношений. Дело в том, что и в индивидуальном развитии нет пропорционального роста всех частей, так как более дифференцированные части растут медленнее других (сильно отстает, например, рост мозга у позвоночных, особенно заметно это у млекопитающих). В случаях филогенетического увеличения размеров это изменение пропорций происходит в том же направлении, как и в индивидуальном развитии (и в частности, мозг отстает в своем увеличении от увеличения всего тела). Это указывает с известной вероятностью (точно это может быть доказано лишь экспериментом) на сохранение значения корреляций. Однако полная неизменность корреляций при таком филогенетическом «росте» приводит к очень резкой непропорциональности, к дисгармонии во всей организации. Вероятно, это было одной из причин, приводивших к вымиранию многих специализированных гигантских форм (см. главу IV, 3). На самом деле, изменение пропорций обычно идет не в том резком темпе, как при индивидуальном развитии, и иногда изменение размеров приближается к пропорциональному. Так, в частности, в приведенном примере увеличения размеров головного мозга, по Дюбуа [Dubois, 1930], у близких видов млекопитающих, отличающихся своими размерами, головной мозг изменяется в соотношении веса мозга к весу тела, как $P5/9$, а у млекопитающих одного вида, у особей разной величины — в соотношении $P5/18$. В первом случае различия в величине мозга зависят от величины клеток и от их числа, во втором случае — только от величины клеток. Это указывает уже на филогенетическое изменение существующих корреляций, благодаря которому устанавливается более правильная координация при соотносительном изменении органов в процессе эволюции (в данном примере — изменение числа нервных клеток мозга находится в известном соответствии с увеличением размеров тела). В таком же соответствии находится коррелированное изменение размеров мышц и связанных с ними частей скелета в индивидуальном развитии и координированные изменения этих же частей в филогенетическом развитии. Однако пропорции здесь иные, и основы различны. Если при росте сформированного животного увеличение мышцы идет за счет увеличения толщины мускульных волокон, то при филогенетическом увеличении размеров мышцы идет увеличение их числа. Координированное изменение органов в процессе эволюции покоится на естественном отборе отклонений, отвечающих новому положению организма во внешней среде, и новым соотношениям между различными частями организма. Если эти части связаны относительно прочны-

ми корреляциями, то координации устанавливаются путем закономерного изменения соотношений внутри системы существующих корреляций, т. е. путем их наследственного преобразования.

Таким образом, всякое изменение организма, связанное с изменением внешней среды, неизбежно сопровождается изменением всей системы корреляций, объединяющих части организма в одно согласованное целое.

По характеру зависимых изменений мы можем различать: 1) прямые, или положительные, координации, если усиление одного органа связано с усилением другого или имеет вообще сходный характер, 2) обратные, или отрицательные, координации, если изменения обоих органов оказываются противоположными (сюда относятся, между прочим, координации между взаимно замещающимися органами при филогенетической их субституции) и, наконец, 3) кондициональные, или условные, координации, если прогрессивное развитие одного органа создает условия для развития новой части или нового органа.

Более существенным является для нас, однако, другое расчленение координации, именно — по характеру связи между органами, которое уже было приведено. В. В. Васнецов предложил понятие экологических корреляций в смысле взаимозависимостей между «частными соотношениями» организма и среды. Термин «корреляции» применяется в данном случае в смысле филетических корреляций, т. е. координаций. «Частные соотношения» между организмом и средой могут выражаться только в адаптациях. Поэтому конкретным содержанием понятия «экологических корреляций» являются обусловленные средой взаимозависимости между адаптациями, т. е. оно совпадает с нашим пониманием биологических координаций. Поскольку здесь нас интересует вопрос о значении координаций в эволюции и в особенности в ее морфологических закономерностях, мы остановимся на ближайшей характеристике биологических, динамических и топографических координаций и на их значении в эволюционном процессе.

2. Биологические координации и их значение в процессе эволюции (адаптации организма)

В процессе приспособления организма к меняющейся среде, прежде всего, видоизменяются те органы и части, которые имеют непосредственное отношение к изменяющимся факторам среды (эктосоматические органы — А. Н. Северцов). При изменении местообитания позвоночных (например, при переходе с земли на деревья) изменяются, прежде всего, конечности (они приспособляются к лазанью), при изменении рода пищи изменяются прежде всего зубы, челюсти, кишечник, при изменении клима-

та у млекопитающих изменяются шерстный покров, органы терморегуляции и т. п.

Во всех этих случаях происходят неизоллированные изменения отдельных органов — организм приспособляется как целое. Все части, связанные с определенной стороной внешней среды, изменяются согласованно (при переходе на другую пищу — зубы, челюсти, кишечник), т. е. координированно. Такие координации между эксоматическими органами, являющиеся первым ясным приспособительным ответом организма на изменение среды, мы называли биологическими координациями.

Биологические, или адаптационные, координации выражаются, следовательно, в изменениях органов, зависящих не от пространственных или функциональных соотношений между ними а от соотношений данных органов с внешней средой. Биологические координации устанавливаются через функциональную деятельность координированных органов. Но зависимость между ними всегда косвенная, притом она определяется не третьим органом (с его функцией), а известными условиями внешней среды (род пищи, способ передвижения по суше, лазанье по деревьям, водная или воздушная среда и т. д.), в которой обитает данная группа организмов. Внешняя среда является здесь в роли посредствующего звена координационной цепи.

Эти координации чрезвычайно многочисленны и разнообразны. Так как они определяются непосредственно характерными условиями данной среды, то с коренным изменением последней многие такие связи сейчас же разрываются и взамен этого постепенно устанавливаются новые. Однако для специализированного животного (а биологические координации особенно характерны для более специализированных животных, обитающих в строго ограниченной среде) коренное изменение условий именно поэтому почти невозможно.

Многие примеры «корреляций» Ж. Кювье относятся к этой группе зависимостей. Таковы соотношения между формой и структурой зубов, с одной стороны, и формой челюстного сустава и развитием челюстной мускулатуры, с другой. Дифференцировка клыков и особенно хищного зуба связана с прогрессивным развитием височной мышцы и образованием глубокого цилиндрического челюстного сустава не через посредство каких-либо функциональных связей внутри организма, а через род питания и связанный с этим способ измельчения пищи. Дифференцировка призматических складчатых или лунчатых зубов, редукции клыков и образование диастемы между передними и коренными зубами координированы с уплощением и расширением челюстного сустава (допускающим скольжение вперед, назад и особенно в стороны) и прогрессивным развитием крыловидной мышцы. Эта координация определяется также способом обработки характерного для копытных растительного пищевого материала. Связь осуще-

ствляется, таким образом, через внешнее — род пищи, поставляемый внешней средой.

Очень простая биологическая координация наблюдается между длиной передних и задних конечностей (пока животное бежит обычным способом на четырех ногах; если этот способ передвижения заменяется иным, то эта координация, конечно, разрывается). Подобная же простая координация имеется между длиной передних конечностей и длиной шеи у копытных. Эта связь определяется способом добывания пищи (на уровне почвы). Зависимость между удлинением тела и редукцией конечностей (у змей и змееобразных ящериц и амфибий) мы также относим к биологическим координациям ввиду того, что эта зависимость определяется исключительно способом передвижения ползающего по земле животного. И она обусловлена непосредственно только отношениями организма к внешней среде.

Очень демонстративным примером биологической координации является существующая у рыб зависимость между удельным весом, формой тела, формой хвоста и расположением плавников. Наиболее тяжелые рыбы (акулообразные, не имеющие плавательного пузыря) снабжены уплощенным брюхом и горизонтальными поставленными парными плавниками. Чем резче выступают эти особенности, тем ярче выражается гетероцеркия хвостового плавника. Эта координация разрывается с приобретением плавательного пузыря, что ставит животное в иные условия пребывания в водной среде (удельный вес ее приближается к единице, и рыба держится в воде на одном уровне без работы мускулов). Точно так же имеется общая координация между образованием хвостового плавника, ластов и развитием веретеновидной формы тела у водных рептилий и млекопитающих (особенно у ихтиозавров и дельфинов как высших типов приспособления). Эта координация определяется активным способом передвижения в водной среде.

Зависимость между развитием крыла и гребня грудины у птиц, с одной стороны, копчика, — с другой, воздушных мешков, — с третьей, определяется способом передвижения животного в воздушной среде (летание). Примером обратной координации может служить зависимость между редукцией волосяного покрова и развитием слоя подкожного жира у китообразных. Оба процесса связаны только через водную среду, определяющую эти изменения.

При крайней специализации (т. е. приспособлении к узко ограниченной среде) обнаруживаются многие особенно типичные и сложные соотношения биологического характера. Примером может служить связь между хватательными лапами и цепким хвостом, а также подвижностью глаз и длинным выбрасываемым языком у хамелеонов как приспособлениями для ловли насекомых на тонких ветвях деревьев. Посредствующим звеном коор-

динационной цепи здесь является род пищи, добываемой в строго определенной обстановке. Сходные условия среды вызывают нередко в разных организациях и сходные комплексы координированных изменений. Это приводит к выработке определенных «типов приспособлений», или «жизненных форм», характерных для определенных условий местообитания (например, типичные приспособления рыб к нектонной, бентонной или планктонной жизни).

В процессе эволюции непрерывно возникают новые биологические координации соответственно новым условиям среды и уничтожаются старые. Биологические координации не основываются на каких-либо явных зависимостях в индивидуальном развитии, и в большинстве случаев возникают в результате подбора относительно независимых друг от друга изменений в строении разных органов.

Координированность филогенетических изменений строения разных органов определяется в данном случае их связью с внешней средой, которая и регулирует направление естественного отбора. Биологические координации ограничивают возможность изменения организма биологически согласованными изменениями отдельных органов, т. е. изменениями, допускаемыми данной определенной средой. Если орган А, имеющий непосредственное отношение к некоторому фактору (например, к травянистой пище) данной среды (например, степи) изменяется в определенном направлении и связи с изменением климата или переходом на какой-либо более специализированный корм (например, перехода на питание ксерофильной растительностью при постепенном возрастании засушливости и преобразовании степи в полупустыню), то и орган В, имеющий отношение к тому же фактору, должен изменяться строго соответствующим образом.

Возможность изменения отдельного органа в нужном направлении ограничивается системой морфогенетических зависимостей, связывающих развивающийся орган с другими частями и со всем организмом в целом. Поэтому возможность таких изменений определенного органа тем выше, чем более автономна эта часть в развитии организма, т. е. чем более выражен мозаичный характер развития. Так как в более сложных и особенно в более специализированных органах система внутренних связей достигает, очевидно, особенно большой сложности (обеспечивающей строгость адаптации), то специализированные органы оказываются наименее пластичными. Поэтому изменение отдельного органа в требуемом средой направлении ограничивается также степенью его специализации. Согласованные изменения нескольких специализированных органов оказываются, конечно, гораздо более затрудненными, чем изменения отдельного органа (эта возможность возрастает, однако, с установлением мозаичного характера развития).

В эволюции эмбриона биологические координации не играют большой роли, так как они устанавливаются через типичные функциональные зависимости между организмом и средой, а организм в течение эмбрионального периода развивается в весьма ограниченной среде, в которой он связан лишь немногими относительно простыми функциональными зависимостями. В этих ограниченных пределах имеют, конечно, известное значение и биологические координации, определяющие, например, соотношения в развитии зародышевых оболочек и приспособлений для питания и дыхания (плаценты) у высших позвоночных. Биологические координации связывают, таким образом, типично ценогенетические изменения эмбриональных органов (т. е. эмбриональные и личиночные приспособления).

* * *

Биологические координации, которые и без того ограничивают возможность эволюции организмов известными пределами, становятся фактором, тем более затрудняющим эволюцию, чем более ограниченной является среда и чем более, следовательно, ярко выражается специализация различных органов, приспособленных именно к этой ограниченной среде.

Адаптация организма к определенной среде допускает главным образом только некоторые направления эволюции организма, именно, только дальнейшую специализацию, т. е. приспособление к частным условиям в пределах еще более ограниченной среды. Сеть биологических координаций усложняется все более, организм получает, благодаря им, большие преимущества в борьбе за существование, но вместе с тем теряет свою пластичность, т. е. возможность перестройки в случае изменения среды. При специализации устанавливается слишком сложная, и потому прочная, связь организма со средой. Организм становится (в своей эволюции) в полную зависимость от данной среды, выход из которой для него все более затрудняется. Таким путем создаются тупики эволюции. Если изменение среды имеет стихийный характер, т. е. идет относительно быстро и не может быть избегнуто или смягчено миграцией, то неизбежным результатом явится вымирание данной специализированной формы.

3. Динамические координации и их значение в процессе эволюции (коадаптация органов)

Если первой реакцией организма на изменение среды является биологически координированное приспособление его эктосоматических органов, то эти изменения не могут остаться изолированными. Через функциональные (эргонтические) связи они

должны привести также к согласованному изменению в энтосоматических органах. Все соотношения частей, вся организация должна подвергнуться координированным изменениям. Должно произойти вначале, быть может, не наследственное (онтогенетическое), но затем и наследственное взаимное приспособление органов, т. е. их коадаптация. Координированное наследственное изменение функционально между собой связанных органов мы назвали динамической координацией. Такие изменения являются более глубокими по сравнению с биологически координированными изменениями, результатом приспособления организма к измененной среде.

Динамические, или коадаптационные, координации (морфофизиологические координации А. Н. Северцова) выражаются в зависимых изменениях формы, величины и соотношений двух или более функционально связанных частей или органов (в их филогенетических преобразованиях). В особенности закономерны такие зависимости между специализированными органами, несущими строго определенную функцию, допускающую главным образом количественные изменения, как, например, координация между нервными центрами и периферическими органами. Так, например, прогрессивное развитие органа зрения у высших рыб сопровождается увеличением зрительных долей среднего мозга; прогрессивное развитие вкусовых органов костистых рыб связано с разрастанием вкусовых нервов и соответствующих центров головного мозга (висцеральная лопасть продолговатого мозга и вторичный вкусовой центр у основания заднего мозга).

Ясная положительная координация обнаруживается у всех позвоночных между степенью развития органа обоняния и обонятельных долей головного мозга (ср., например, крупные обонятельные доли большинства млекопитающих, имеющих высоко развитый орган обоняния, и ничтожный размер обонятельных долей птиц, у которых орган обоняния очень прост). К той же категории весьма простых соотношений относятся и координации между скелетом, мышцами, их кровоснабжением и иннервацией. Эти простые положительные зависимости проявляются нередко в форме длинных координационных цепей. Такова, например, координация между степенью развития крыла у птиц, развитием грудной мышцы, ее кровоснабжением и иннервацией (также развитием шейного расширения спинного мозга) и высотой киля грудины.

Несколько сложнее координация между весом головы (что нередко связано с развитием рогов) и степенью развития остистых отростков передних позвонков грудной области (и последних шейных), на которую так часто ссылаются. Большой вес головы связан, конечно, с развитием выйной связки, с развитием спинных мышц шеи, их иннервацией, кровоснабжением и т. д., однако с развитием остистых отростков это имеет лишь косвен-

ную связь, так как мышцы прикрепляются не только к остистым отросткам, а выйная связка укрепляется нередко ниже и позади наиболее выступающих остистых отростков. Группа этих выдающихся остистых отростков, образующих основу «холки» млекопитающих, играет роль жесткой системы, действующей против прогиба позвоночника в области передних конечностей под влиянием веса не только головы, но и передней части туловища [Бровар, 1935]. При большом весе головы и туловища у многих копытных имеются, как известно, весьма значительные остистые отростки и в области холки. Примером еще несколько более сложной координации, с ясными качественными преобразованиями элементов координационной цепи, может служить зависимость между формой нижней челюсти, относительным развитием различных жевательных мышц, костей черепа, к которым они прикрепляются, и формой суставной головки (а следовательно, и суставной ямки височной кости) у млекопитающих. Весь этот координационный комплекс биологически связан с качеством пищи и способом ее добывания. В частности, например, у хищных млекопитающих, у которых челюсти производят простые движения, действуя, подобно ножницам, при слабом развитии крыловидных мышц соответственно слабо развиты или даже отсутствуют и крыловидные ямки черепа. Вместе с тем значительное развитие жевательных мышц связано с большим развитием широких скуловых дуг черепа, к которым они прикрепляются. Наконец, преобладающего развития достигают височные мышцы и одновременно получают весьма значительные размеры венечный отросток нижней челюсти, а также сагиттальный (в более примитивных длинных черепах) и затылочный (в специализированных коротких черепах) гребни черепа, к которым эти мышцы прикрепляются. Величина этих гребней закономерно возрастает вместе с усилением височной мышцы, а также и с увеличением размеров животного. Указанным относительным развитием мышц определяется и характер движений нижней челюсти (и наоборот), а соответственно с этими особенностями строения мускулатуры и скелета точно координирована и форма суставных головок: они представляют собой правильные полуцилиндры с поперечным положением осей, которые очень глубоко погружены в суставные ямки височной кости и допускают только простое поднятие и опускание челюстей.

Динамические координации наблюдаются также и вообще между различнейшими подвижно между собой связанными частями скелета, как, например, между подвеском и слуховыми косточками позвоночных (пример, подробно разработанный Б. Домбровским) или между челюстями, подвеском и соответствующей мускулатурой у рыб (пример, подробно разработанный А. Н. Северцовым) [Sewertzoff, 1931], или между челюстным, подвесочным и жаберным аппаратами рыб. Функциональ-

ные соотношения изучены в особенности детально М. Воскобойниковым [Woskoboïnikoff, 1932]. Довольно сложная система координаций между частями жаберной крыши у различных рыб с костным скелетом выясняется в работе М. С. Гилярова [1937].

К этому же типу относятся соотношения между задней конечностью, тазом и крестцом, как это выясняется из сравнения скакательной задней конечности, а также формы и положения таза и формы крестца у бесхвостых и хвостатых амфибий, у четвероногих рептилий и ходящих на двух ногах птиц (и многих динозавров) и т. д. Примером координации между различными внутренними органами может служить зависимость между прогрессивным развитием грудной мышцы, сердца и легких у птиц или зависимость между развитием мышц конечностей, сердца, легких и дыхательной мускулатуры у копытных млекопитающих.

Мы не выделяем особо непосредственных и косвенных координаций, так как различие между ними достаточно ясно: непосредственной является только зависимость между соседними членами координационной цепи, а косвенной — между более отдаленными. Так, например, в координационной цепи, охватывающей жевательный аппарат млекопитающих, координация между височной мышцей и гребнями черепа является непосредственной, а координация между нижней челюстью (ее суставом и ее венечным отростком) и теми же гребнями черепа — косвенной, так как последняя осуществляется только через функцию третьего органа, именно — височной мышцы, которая является здесь в роли связующего звена координационной цепи.

Переходя к вопросу о значении динамических координаций в процессе эволюции, мы отмечаем их довольно резкие отличия от биологических координаций. Динамические координации являются основным началом, выражающим возможность филогенетических преобразований организма в пределах функциональной согласованности изменений отдельных органов и частей. Вместе с тем это — одно из основных условий прогрессивной эволюции животных организмов вообще. В качестве примера также координированных изменений можно привести зависимость между изменением свободной конечности в ряду позвоночных с соответствующим изменением строения, положения и укрепления пояса конечности. Более сложным примером являются координированные изменения в строении слухового аппарата наземных позвоночных. Несколько менее существенно значение этих координаций в эволюции эмбриона.

Динамические координации, покоящиеся на изменениях в типичных эргонтических корреляциях, характерных для сформированного организма, на эмбриональных стадиях развития еще не играют большой роли (эргонтические корреляции имеют значение главным образом лишь при личиночном типе развития,

когда функции самостоятельного организма выявляются очень рано). Большое значение в эволюции эмбриона имеют те динамические координации, которые базируются на изменениях в морфогенетических корреляциях: они гораздо глубже захватывают процессы эмбрионального развития.

В общем, динамические координации ярко выражают функциональную согласованность (коадаптацию) в наследственных изменениях отдельных частей и органов сложного организма в его филогенетических приспособлениях к изменяющейся среде (в процессе эволюции).

4. Топографические координации и их значение в процессе эволюции (установление основ организации)

В непрерывной смене условий внешней среды организм приспосабливается к этой среде, перестраиваясь в целом, а следовательно и во всех своих частях. Происходят биологически координированные (адаптационные) изменения в эктосоматических органах и связанные с ними динамически координированные (коадаптационные) изменения в эндосоматических органах. В постоянной смене адаптаций и коадаптаций происходит постепенная аккумуляция приспособлений наиболее общего значения, которые в дальнейшем уже не утрачиваются [Шмальгаузен, 1938а]. Таким образом, происходит установление некоторых основ организации, прочно связанной сложной системой морфогенетических корреляций. Эти общие основы организации поддерживаются известной стойкостью пространственных соотношений между важнейшими органами. Конечно, и «организационные» соотношения не являются неизменными. Основы организации также подвержены закономерным сопряженным изменениям в положении, величине и форме частей. Такие закономерные изменения соотношений мы называем топографическими координациями. Они являются наиболее глубокими по сравнению с биологически и динамически координированными изменениями результатов эволюции организма в меняющейся среде.

Топографические, или организационные, координации выражаются, следовательно, в закономерных изменениях пространственных соотношений между органами, не связанными друг с другом непосредственной функциональной зависимостью. Сопряженные изменения в положении, величине и форме соседних органов обнаруживаются в филогенетических преобразованиях организма. Таковы очень многие соотношения органов, характеризующие общий «план» строения иногда весьма обширных групп родственных организмов (в частности, «типов»). Изменяемость этих соотношений ограничивается строгой координированностью изменений в отдельных частях, а общая устойчивость

всей системы (общего «плана») определяется относительной стойкостью (т. е. жизненной важностью) многих морфогенетических корреляций, на которых они и базируются.

Примерами топографических координаций могут служить закономерные топографические соотношения между осевым скелетом, т. е. позвоночником, и спинным мозгом, а также между положением, величиной и формой черепной коробки и положением, величиной и формой головного мозга, или такие же соотношения между перепончатым и костным лабиринтом уха. Здесь у всех позвоночных имеется общее соответствие положения и известная координация величины этих органов. У высших позвоночных эти соотношения становятся еще более тесными, и у птиц и млекопитающих вырабатывается очень точное соответствие формы и величины этих органов, которые подлежат строго согласованным филогенетическим изменениям (увеличение размеров мозга сопровождается таким же увеличением черепной коробки, а изменение формы мозга, сверх того, сопровождается соответственным изменением формы мозговой полости черепной коробки).

Топографической координацией с более выразительными качественными преобразованиями является, например, соотношение между величиной глаз и формой черепа. Увеличение размеров глаз связано с увеличением глазниц, с прогрессивным сжатием глазничной области черепа, с соответственным сближением трабекул и, следовательно, сужением основания черепа, с развитием межглазничной перегородки и преобразованием, таким образом, более примитивной платибазальной формы черепа в тропибазальную. К топографическим координациям относится также постоянное согласование положения и величины хрусталика глаза с глазным яблоком.

Как топографическую координацию мы рассматриваем также обратное соотношение между развитием средних и краевых пальцев у пальцеходящих млекопитающих. Прогрессивное развитие средних пальцев у копытных неизменно сопровождается редукцией крайних. Здесь мы имеем, следовательно, пример отрицательной координации. То же явление наблюдается во многих случаях топографически тесно связанных частей со сходной функцией: одна часть разрастается за счет соседней и, таким образом, постепенно ее вытесняет (субституция органов). Можно привести много примеров зависимости такого рода между граничащими друг с другом покровными костями черепной крышки, которые нередко разрастаются и постепенно заступают место соседних костей.

Во всех этих случаях имеется взаимная обусловленность формы и размеров, хотя и нет непосредственной функциональной связи между, например, головным мозгом и окружающей его иногда почти вплотную черепной коробкой, повторяющей в

общем (у высших позвоночных) форму головного мозга. Здесь имеется зависимость между формообразовательными процессами, о которых также можно говорить как о функциях. Однако эти эмбриональные функции не имеют ничего общего с хорошо нам известными специфическими отправлениями центральной нервной системы или характерной для скелета функцией опоры. Как мы уже говорили, топографические координации строятся на базе морфогенетических корреляций (т. е. путем координированного филогенетического изменения всех членов корреляционной цепи, сопровождающегося определенным изменением данной конкретной корреляции).

Топографические координации основываются главным образом на видоизменениях (в процессе эволюции) морфогенетических корреляций. Вследствие известной устойчивости всей системы основных морфогенетических корреляций (нарушения которых часто губительны для организма) соотношения частей организма и в филогенетическом развитии оказываются весьма постоянными. Они тем более постоянны, чем раньше они развиваются у зародыша и чем теснее они взаимосвязаны с основными его формообразовательными процессами.

Поэтому топографические координации выражают изменение соотношений частей организма в пределах возможных изменений морфогенетических корреляций, т. е. на основе некоторой общей относительно мало изменяемой канвы, которую мы обозначаем как общий план строения данной группы животных (особенно — «типа»). Так, например, крупнейшие преобразования позвоночных животных, начиная с бесчелюстных и кончая млекопитающими, все же ограничиваются известными рамками, охватывающими характерные признаки типа.

В основном это — относительное расположение общей полости тела (с кишечником) и осевых органов, т. е. хорды, позвоночника (и черепа) и центральной нервной системы, а также сегментированной парietальной мускулатуры. Соотношение между этими частями не может быть нарушено, так как в эмбриональном развитии все они столь тесно связаны, что резкое изменение одной части привело бы к общему недоразвитию морфогенетически с нею связанных частей, т. е. всех существенных элементов организации позвоночных. Такое нарушение всегда оказывается нежизненным. Конечно, эти части изменяются, и даже очень значительно: вспомним различия в строении позвоночника, мускулатуры, черепной коробки, спинного и головного мозга между низшими позвоночными и млекопитающими. Однако эти изменения выражаются в топографически согласованных, т. е. координированных, преобразованиях осевых органов, причем в этих преобразованиях, конечно, до известной степени изменяются и те основные морфогенетические связи, которые регулируют типические соотношения между осевыми органами.

Топографические координации выражают, следовательно, согласованное в общем изменение частей сложного организма в пределах типичной его расчлененности. Они являются показателем ограниченной возможности изменений основной системы морфогенетических корреляций, служащей ярким выражением преемственности органических форм и налагающей на них прочную печать их происхождения.

Само собой разумеется, что в эволюции изменяется не только взрослая форма, но и молодая, так же как и развивающийся еще зародыш на любой, хотя бы и самой ранней стадии развития. Поэтому мы можем говорить и о соотносительном изменении величины и положения частей у зародыша, т. е. о топографических координациях в филогении эмбриона. В этом случае особенно наглядно выступает значение топографических координаций в изменениях отдельных частей. Эти изменения возможны лишь в пределах данной типичной расчлененности организма на зародышевой стадии его развития. Отсюда — явления эмбрионального сходства представителей родственных групп организмов и впечатление известного консерватизма эмбриональных стадий развития. Этот консерватизм покоится на фактической устойчивости важнейших морфогенетических корреляций, в особенности — на ранних стадиях эмбрионального развития. Упомянутая устойчивость обуславливает (через элиминацию мало жизненных мутаций) относительное постоянство топографических соотношений, а вместе с тем и стойкость типичного строения эмбриона. Значение типичных топографических соотношений частей в эмбриональном организме было уже давно подмечено и нашло свое яркое выражение в учении о «типах строения» в той форме, как оно было обосновано К. Бэром.

* * *

Таким образом, при эволюции организма в непрерывно изменяющейся среде, при постоянной его перестройке, все же создается некоторая основа его типичной организации, которая становится относительно устойчивой. Эта устойчивость организации, выражающаяся главным образом в определенных лишь мало меняющихся топографических соотношениях важнейших органов, покоится на сложной системе основных эмбриональных корреляций, связывающих развивающийся организм в одно целое. Изменения в этой системе корреляций чаще всего приводят к таким нарушениям развития, которые значительно снижают жизнеспособность организма. Уклоняющиеся особи погибают в борьбе за существование. Возможность топографически координированных изменений важнейших органов является относительно ограниченной, но эта ограниченность является необходимым условием жизнеспособности наследственных изменений всего организма в целом.

Переходя к сравнению роли топографических и динамических координаций в процессе эволюции, мы не можем не отметить их различного значения. Поскольку они строятся на общей основе, лежащей в закономерностях индивидуального развития, различие между ними, казалось бы, должно быть совсем невелико. Между морфогенетическими и эргоническими корреляциями мы провели довольно условную грань, однако в их относительном значении для индивидуального развития мы отметили все же известные различия. Различие между топографическими и динамическими координациями лежит, однако, в иной плоскости. Хотя и первые и вторые покоятся в основном на топографически и функционально согласованных изменениях морфогенетических корреляций, различие между ними имеет довольно глубокий качественный характер. Если топографические координации выражают некоторое постоянство пространственных соотношений, преобладание форм, сохранность известного типа, несмотря на подчас крупные преобразования организма и его частей в течение эволюции, то динамические координации выражают жизненность, целостность эволюирующей формы, поддерживаемую функционально согласованным изменением отдельных частей. Динамические координации определяют (только через естественный отбор) взаимную приспособленность органов, их постоянную коадаптацию при непрерывных изменениях их структуры. Они являются показателем сохранения функциональной целостности организма, изменяющегося в строгом соответствии с изменениями внешней среды.

Необходимость координированного изменения частей и органов в сложном организме, в точном соответствии с изменениями различных факторов среды является моментом, ограничивающим свободу этих изменений. Организм может изменяться только в целом, он не может отвечать изолированными реакциями, поэтому возможности его эволюции ограничены известными пределами, определяемыми как конкретными изменениями среды, так и самой организацией. Эволюция определяется, следовательно, не только средой, но и самим организмом, его исторически сложившейся структурой, в которой решающее значение имеет система коррелятивных связей. Система корреляций ограничивает в общем возможность как свободного, так и координированного изменения отдельных частей. Возможность же координированного изменения частей организма ограничивается не только системой трудно изменяемых корреляций, но и более или менее определенными и иногда жесткими условиями внешней среды. Наибольшие ограничения ставятся сложными системами глубоких морфогенетических корреляций организма, с одной стороны, и системой биологических соотношений между организмом и условиями ограниченной среды (т. е. при специализации организма), — с другой.

Глава IV

ЗНАЧЕНИЕ ВНЕШНИХ И ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ В ОПРЕДЕЛЕНИИ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

В предыдущем изложении мы разобрали вопрос о связанности изменений отдельных частей сложного организма. Теперь мы можем уже принять факт существования этой связанности, определяемой установлением сложной системы зависимостей частей организма как от внешней среды, так и друг от друга. Организм преобразуется в целом, и в закономерностях этого преобразования выявляются и роль внешней среды и значение самой исторически сложившейся организации, т. е. как внешних, так и внутренних факторов. В дальнейшем мы будем иметь дело уже с эволюцией организма как целого и с закономерностями, которые определяют эту эволюцию в конкретных случаях.

В филогении организмов явно намечаются известные пути, по которым идет преобразование всей организации в течение иногда довольно длительных периодов времени. Несомненно, в конкретных направлениях эволюционного развития выявляются какие-то определенные закономерности. Эта закономерная направленность эволюционного процесса уже давно останавливала на себе внимание исследователей и давала повод для построения различных метафизических теорий.

Прежде всего, многие ламаркисты, сконцентрировавшие свое внимание на значении внешних факторов (т. е. механоламаркисты) полагают, что действие этих внешних факторов вызывает определенно направленную реакцию данного вида организмов. Специфичность этой реакции зависит от самого организма, но все особи данного вида реагируют в общем одинаково, и при длительном воздействии определенных факторов среды весь вид в целом видоизменяется в одном определенном направлении. Такова теория ортогенеза, высказанная первоначально Гааке и разработанная затем Эймером. Подобно Копу, и Эймер представляет себе эволюцию как «органический рост» в определенном направлении (индивидуальный рост является лишь частью филогенетического). Видообразование является результатом остановок некоторых особей на известных стадиях роста («гсп-эпистаз»). К этим взглядам близки и воззрения Осборна, который принимает также принцип направленного развития, «ректиградацин», или «аристогенеза», определяемого в основном действием внешних условий. Наконец, из других крупных пале-

онтологов на точке зрения эктогенетического ортогенеза стоит О. Абель, который формулирует более, по его мнению, широкий «закон инерции», охватывающий как ортогенез, так и необратимость эволюции. Чисто механистическая концепция Абеля покоится на весьма поверхностных аналогиях. На подобных же аналогиях основаны и воззрения Д. Соболева, проводящего сравнение эволюции с индивидуальным «ростом», обладающим подобной же последовательностью различных его фаз: юности, зрелости и старости, ведущей к смерти (вымиранию). Однако вид может избежать вымирания при деспециализации (омоложении организма). Эволюция обратима, циклична. После деспециализации организм переходит в новый цикл специализации с указанными уже его типичными фазами.

Такие аналогии проводят вообще большинство палеонтологов, принимающих, таким образом, не только направленность эволюции, но и ее ограниченность. О вымирании в смысле старения говорил еще Д. Броки [цит. по: М. Павлова, 1924], а в новейшее время — О. Абель, К. Бойрлен и мн. др. Закономерность филогенетического роста объясняется в этом случае внутренними причинами. В этом отношении Д. Соболев приближается к Л. Бергу и другим представителям автогенетического ортогенеза. Большинство ламаркистов, начиная с самого Ламарка, принимают в той или иной форме, что эволюция ведет в силу внутренних причин к прогрессивному совершенствованию («градации» Ламарка). С. Майварт [Mivart, 1871] и А. Виганд [Wigand, 1874—1875] принимали также существование «закономерного развития под влиянием внутренних причин». Э. Коп разработал эту часть учения Ламарка более подробно на основании богатого палеонтологического материала. Он принимает существование особой, характерной для живых существ энергии роста, или «батмизма», которая дает направление эволюционному процессу (наряду с физическими факторами, обуславливающими «физиогенез», и функциональными воздействиями, определяющими «кинетогенез»). На закономерной направленности филогенетического развития в особенности настаивает Л. Берг в своем «номогенезе» на основании распространенности явлений конвергенции, а также на основании явлений «филогенетического ускорения», или «предварения признаков».

Мы в дальнейшем подвергнем более детальному анализу явления направленного развития, явления параллелизма и конвергенции, а также вопросы обратимости эволюции и ее ограниченности. Поэтому мы здесь не вдаемся в критику указанных взглядов. Напомним только, что как эктогенетические, так и автогенетические теории не дают разрешения проблемы целесообразности. Последняя остается при этом основным «свойством» всего живого. В основе обеих ветвей ортогенетической концепции лежат целесообразные реакции организма на изменение

внешней среды. Но только направленность эволюции понимается по-разному. В одном случае подчеркивается определяющее значение факторов среды, а в другом случае — закономерность под влиянием внутренних причин. Кроме того, отметим, что почти все автогенетики, начиная с Майварта и Виганда, принимают также возможность внезапных резких преобразований одной формы в другую в силу тех же внутренних причин. Эти внутренние причины, конечно, ими не вскрываются. Идеалистическая и реакционная сущность теории автогенетического ортогенеза выступает наиболее открыто в серии новейших «работ» Бойрлена, которые, так же как и работы Даке, Хюне и некоторых других палеонтологов, являются довольно типичными и ярким выражением буржуазной идеологии.

Бойрлен на примере истории десятиногих раков, головоногих, морских ежей и позвоночных показывает известные закономерности их эволюции, основываясь на палеонтологическом материале. Он считает типичным отсутствие остатков каких-либо обобщенных исходных форм среди ископаемых. Сразу появляются дифференцированные группы, которые дальше развиваются уже более равномерно в определенных направлениях (ортогенетически). Это ортогенетическое развитие приводит ко все более устойчивым специализированным формам. Темп эволюции постепенно замедляется. Наконец, в некоторых случаях постоянство форм вновь теряется, происходит патологическое вырождение, завершающееся вымиранием. Факты, сопоставленные Бойрленом, во многом повторяют данные других палеонтологов и заслуживают серьезного внимания и изучения с точки зрения закономерностей эволюционного процесса. Сам Бойрлен выводит из этих фактов довольно произвольные заключения, а именно:

1. Начальная фаза эволюции определяется, по Бойрлену, непосредственным влиянием среды. У низших животных (губки, кишечнopolостные) имеется большая зависимость формы от среды. Физиологические реакции на изменение среды состоят в изменении ранних стадий онтогенеза. Отсюда — бурное скачкообразное возникновение новых форм. Эмбриональные изменения Бойрлен представляет себе по типу архаллакисов А. Северцова. Новые формы мало устойчивы и не связаны переходами. Ничего адаптивного в этих формах нет, и большинство новых форм гибнет. Лишь немногие ветви оказываются жизнеспособными, и именно такие новые ветви дали начало большинству действительно новых групп (в частности, типов)¹. Кроме того, допускается, что в этой первой фазе эволюционного процесса развитие до известной степени обратимо. Через недо-

¹ В этой теоретической части мы, следовательно, видим лишь возвращение к старым взглядам Ж. Сент-Илера, Келликера и мн. др. С учением о филэмбриогенезах А. Северцова эти взгляды не имеют по существу ничего общего.

развитие, т. е. неотению или пэдоморфоз (В. Гарстанг и Г. де Бер), происходит омоложение и дальнейшее новообразование форм (в частности, типов). В этой первой фазе эволюции наблюдается примат формы (перед функцией). Множество негодных форм гибнет, и, таким образом, в результате селекции сохраняются лишь немногие жизнеспособные ветви, которые переходят затем во вторую фазу эволюции.

2. Во второй фазе ортогенетического развития при более постоянных условиях среды и форма становится все более устойчивой. Она все более непосредственно приспосабливается к окружающей среде. Теперь наблюдается, по Бойрлену, примат функции (перед формой).

Организм теперь сам приспосабливается и тем самым все более освобождается из-под власти среды. Онтогенез становится детерминированным. Наследственная изменчивость и способность к эволюции падает. Центр тяжести всех изменений ложится теперь на самый организм, на его собственную активность. Организмы изменяются ортогенетически, во многом параллельно. Наблюдаются «итеративы» (Кокен), т. е. повторение сходных форм. Прогрессивное приспособление связано с «соматизацией» и «застыванием форм», ведущим к бесплодию.

В общем же «сам организм создает себе жизнь в борьбе со средой». И в этом выражается «творческое естество жизни», «творческая воля живого», а «не случайные мутации» (Дарвин) или «суммирование функций и приспособлений» (Ламарк).

В «застывании форм» мы имеем конец эволюции. Застывшие формы могут долгие периоды сохраняться неизменными. Однако нередко наблюдается и еще одна — конечная фаза. Постоянство форм вновь теряется, изменчивость возрастает и принимает во многом аномальный, патологический характер. Наступает «одичание» форм, вырождение, ведущее к вымиранию.

Весь этот конец эволюции, старение и вымирание рассматривались Бойрленом сначала как результат разрыва со средой, наступающего вследствие приспособления, подъема независимости и освобождения организма от ее влияний. В более поздних работах мы читаем, что в приспособлении к среде организм отклоняется от типа и «изменяет» идею, а именно это и ведет к смерти. Мы в дальнейшем рассмотрим подробно факторы, определяющие известные направления эволюционного процесса, параллельное и конвергентное развитие различных форм, а также явления специализации и вымирания. Все эти явления не так просты, а такие термины, как «застывание» или «одичание» форм, здесь ничего не разъясняют. Бесспорно существуют известные закономерности в смене фаз эволюционного процесса, однако аналогии с индивидуальным развитием и попытки установить известную цикличность эволюции ни в какой мере не могут нас приблизить к их пониманию.

Существование первой фазы эволюции — образование форм под непосредственным влиянием среды — вообще ничем не доказывается. Отсутствие ископаемых остатков обобщенных форм, лежащих в основе типов, объясняется просто тем, что типы обособились в докембрийское время, от которого вообще почти ничего не сохранилось. Позднейшее образование новых форм обычно показывает действительно одновременное возникновение целого пучка расходящихся ветвей. Это, однако, с одной стороны, совпадает с дарвиновским пониманием расхождения признаков, а с другой стороны, указывает, конечно, на быстрый темп первоначального расхождения, как это и должно быть с точки зрения теории Дарвина (интенсивность борьбы между близкими формами). «Объяснение» направленности и ограниченности развития во второй фазе является у Бойрлена особенно странным. Каким образом прямое приспособление организма к среде может привести к разрыву со средой, совершенно непонятно. Если специализация действительно нередко ведет к ограничению возможностей дальнейшей эволюции и иногда является косвенной (не прямой) причиной вымирания, то ничем не доказано, что единственным путем эволюции является специализация. Наоборот, можно вполне точно показать, что крупнейшие отделы животного царства в целом не шли по пути узкой специализации, а специализировались лишь частные побочные ветви. Специализация, однако, и не может рассматриваться как результат более совершенной индивидуальной приспособляемости. Совершенно непонятно, как может высокая степень приспособленности вести к вымиранию. Непонятно, почему прогрессивная «соматизация» должна вести к редукции половой системы и к нарушениям эндокринного равновесия и далее, к «одичанию форм» и вымиранию. И неужели по такому мрачному пути эволюции, как неуклонное «застывание форм», «одичание» и вымирание ведет особая «творческая воля живого». В последних работах автора оказывается, однако, что таков конец эволюции лишь при победе приспособления как выражения материальной сущности жизни. Это результат измены «типу» и «идее». «Творческая воля живого», «якобы», может привести и к другому — к победе духа над материей. Это произошло, однако, в окончательной форме только в одной ветви, — в ветви, ведущей к человеку. Только здесь дух одержал верх над приспособленностью и целесообразностью материи. Неприспособленность есть залог дальнейшего прогресса и ведет к преодолению смерти. Однако и в человеческом обществе стремление к целесообразностям материального блага, измена «идее» ведет к гибели. Возвышающая идея поднимает, по мнению этих «ученых», человечество «над либерализмом, находящимся в плену у материализма, абсолютной целесообразности и техники!» Таким образом, даже человечество вовсе не застраховано

от остановки в развитии и вымирании. «Высшие» расы человека пошли по пути дальнейшей прогрессивной эволюции, в то время как остальные ветви человечества остановились в своем развитии и, якобы, осуждены на дальнейшее отставание со всеми вытекающими отсюда последствиями. Кроме того, оказываются возможны два пути прогрессивной эволюции: приспособление как выражение победы материального (в человеческом обществе — техники) ведет к неизбежной остановке развития и к вымиранию, а неприспособленность как выражение победы духа ведет к дальнейшему процветанию и «преодолению смерти».

Трудно охарактеризовать этот мистический бред; не менее трудно полемизировать с авторами, развивающими подобные «теории». Так, Хюене пишет, что только развитие мозга в линии, ведущей к человеку, дает возможность избежать специализации, и поэтому «целью» филогении может быть лишь человек. Подобные же воззрения, и даже еще в худшей форме, мы находим у Ад. Майера, у Даке, у Г. Андре и у некоторых других «ученых». Далее мы будем разбирать с материалистической точки зрения фактический материал, лежащий в основе этих спекулятивных теорий, и увидим, что только таким путем возможно достигнуть научного объяснения интересующих нас фактов, не наталкиваясь при этом на какие бы то ни было внутренние противоречия. В отношении методологии мы находим у Бойрлена обычный метафизический отрыв организма от среды и формы от функции. В первой фазе эволюции, по Бойрлену, среда определяет строение организма (элементы механицизма) и форма определяет функцию, во второй фазе организм определяет свое положение в среде, активно к ней приспосабливается, так что функция определяет форму. Эволюция идет закономерно, и ее пути контролируются внутренними факторами. В основном Бойрлен развивает теорию автогенетического ортогенеза, которая в более старых работах автора нарушалась некоторыми довольно нелогичными отступлениями (разрыв со средой), а в новейших работах дополнена более последовательным принятием «воли» и «идеи» как руководящих принципов прогрессивной эволюции.

Мы привели воззрения Бойрлена лишь как образец упадка научной мысли в некоторых буржуазных странах. Многие буржуазные ученые собирают и подтасовывают огромный научный материал, чтобы показать определенные пути, по которым будто бы с необходимостью идет эволюция. Так как действительные пути эволюции весьма разнообразны, то нетрудно возложить ответственность за любые из них на внутренние причины, объясняя их действием «воли». Если имеются какие-либо определенные пути эволюции и известные ее закономерности, то мы должны точно указать, какие именно факторы ответственны за тот или иной путь развития, в чем заключаются закономерности

эволюции и чем конкретно они определяются. Теория Дарвина вскрыла факторы эволюции и ее основные движущие силы. Поэтому мы можем ожидать, что и закономерности конкретной эволюции определяются теми же факторами, которые лежат в основе учения Дарвина.

Прежде чем перейти к рассмотрению закономерностей эволюции с точки зрения дарвинизма, мне хочется, однако, сделать еще одно замечание. Если бы эволюцией руководила только одна определенная «идея» или внутренняя творческая сила, независимая от материи, то естественно было бы ожидать одного определенного пути развития (или, может быть, наоборот, полного произвола в этих путях). Тем не менее даже Бойрлену ценой величайшего насилия над фактами не удается свести закономерности эволюции к одному типу: кроме обычного пути, остается и частичная обратимость в первой фазе и победа духа — во второй. Таким образом, самая закономерность эволюции не может быть объяснена одними только внутренними причинами. В первой фазе эволюция определяется средой, т. е. внешними факторами. Во второй фазе она идет под контролем внутренних факторов. Однако обычная во второй фазе «победа материи» в явлениях приспособления организма к внешней среде кажется довольно странной для организмов, подчиненных в своей эволюции лишь внутренним закономерностям. Одним словом, насилие над фактами не приводит к желательному результату, — если не на одном конце, то на другом неизбежно выплывает противоположный (материальный) принцип в качестве активного начала. Это ясно показывает, что при всем стремлении свести дело только лишь к одним внутренним (либо только лишь к одним внешним) факторам этого сделать не удается.

1. Соотношения организма и среды в процессе эволюции

Все эволюционисты последарвиновского времени признают реальность борьбы за существование и соглашались с тем, что в результате этой борьбы происходит отбор наиболее стойких особей. В борьбе за существование решающее значение имеют те соотношения, которые устанавливаются между особями данного вида организмов и средой с ее биотическими и абиотическими факторами. Казалось бы, ясно, что эволюционный процесс есть результат сложного взаимодействия между организмами и средой. И однако буржуазная мысль в поисках единой причины неизменно приписывает значение руководящего фактора эволюции либо среде, либо организму в отдельности. В этом случае выхолащивается вся суть теории естественного отбора. Значение естественного отбора сводится к уничтожению негодных форм. Вместо прогрессивного, творческого начала в

естественном отборе видят лишь решето, или фильтр, допускающий к жизни и поддерживающий существование форм, уже приспособленных к данной среде. Естественный отбор будто не создает новых форм, не увеличивает существующего разнообразия форм, а, наоборот, уничтожает многие формы и уменьшает это разнообразие.

Механоламаркисты (эктогенетики), начиная со Спенсера и Эймера, видят в факторах внешней среды основной и, притом, руководящий источник всех изменений. На долю естественного отбора остается роль могильщика, уничтожающего те формы, которые не дали адекватной реакции на изменение среды. Однако сама способность к целесообразным реакциям в этом случае должна быть признанной основным свойством всего живого, иначе жизнь была бы уничтожена уже в самом зародыше. Таким образом, механицизм неизбежно скатывается к идеалистической мистике.

Автогенетики, начиная с Кёлликера, Майварта, Коржинского, де Фриза и кончая Кено, Парром, Морганом и Девенпортом, полагают, что руководящую роль в эволюции играют внутренние факторы. Сам организм путем резких эмбриональных изменений (Кёлликер, Майварт) или мутаций (де Фриз) дает сразу новую форму. Вопрос о жизненности этой формы решается естественным отбором. Последний не создает новых форм, он их лишь испытывает на пригодность к жизни. В своей эволюции, сопровождающейся постоянными преобразованиями (в силу внутренних причин), организм через процесс отбора подыскивает себе подходящую среду (Кено, Девенпорт). В филогенетическом развитии организмы не приспособляются к среде, а проходят через приспособленную среду (Парр). Не организм подбирается к среде, а среда — к организму. Мы в другом месте [Шмальгаузен, 1938а] уже разобрали теорию преадаптации как современное выражение этих взглядов и не будем здесь повторяться. Эта теория кажется убедительной лишь до тех пор, пока разбирается изменение одного отдельного признака, и теряет всякую почву, как только переходят к рассмотрению целого организма. Подобрать подходящую среду для готового целого организма, развившегося вне подобной среды, совершенно невозможно. Такой переход в иную среду возможен лишь при самых незначительных различиях и связан с целой серией последовательных приспособительных изменений всего организма. А это неизбежно означает принятие дарвиновского понимания приспособления и эволюции. Мы уже рассмотрели дарвиновский принцип естественного отбора в свете новейших данных и видели, что он основан на сложнейшем неразрывном взаимодействии внешних и внутренних факторов. Организм и среда совместно определяют эволюционный процесс. В общем, первый толчок для преобразования данного вида организмов дает обычно из-

менение среды, однако специфика этого изменения зависит в значительной мере от организма. В процессе отбора происходит, быть может, отчасти и подбор среды к организму, но в основном организм как более пластическая сторона подбирается к окружающей среде. Само переживание определяется всегда конкретно установившимися соотношениями между организмом и средой. Изменение среды в известном направлении неизбежно ведет к неуклонному (т. е. «направленное» через процесс естественного отбора) изменению данного вида организмов. Специфика этого изменения различна для разных организмов, и в этом можно видеть значение унаследованной структуры самого организма. Вместе с тем нужно, однако, отметить, что для разных организмов среда также не может быть одинаковой и, следовательно, среда через естественный отбор оказывает различное влияние на направление эволюционного процесса. Во всем этом мы видим столь неразрывную связь между средой и организмом, что говорить о детерминирующем значении одного или другого не приходится. Движущим принципом эволюции является естественный отбор, определяемый борьбой за существование в конкретных соотношениях организма и среды. Значение этих соотношений выступает совершенно ясно при рассмотрении закономерностей эволюционного процесса в точно установленных филогенетических рядах форм, что мы и попытаемся сделать в дальнейшем изложении.

2. Дивергенция

Всякое обособление местных, географических или экологических форм, т. е. всякая дифференциация внутри известного вида растений или животных, связано с выработкой некоторых различий между этими формами. Это начальное расхождение форм, образование экотипов, рас и подвидов, представляет собой наиболее ясную начальную фазу эволюционного процесса, захватывающего известную популяцию. Наибольшее значение имеет, очевидно, экологическая дифференциация, и именно эта последняя легла в основу дарвиновской теории расхождения признаков: «... чем разнообразнее строение, общий склад и привычки потомков какого-нибудь вида, тем легче они будут в состоянии завладеть более многочисленными и более разнообразными местами в экономии природы, а следовательно, тем легче они будут увеличиваться в числе». В дальнейшем: «Наиболее резко различающиеся разновидности какого-нибудь вида знаков будут иметь наибольшие шансы на успех и увеличение в числе и вытеснят, таким образом, разновидности, менее резко различающиеся, а когда разновидности очень резко отличаются одна от другой, они переходят на степень вида». В результате же:

«Наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии строения»¹.

Таким образом, процесс расхождения признаков, по Дарвину, не ограничивается внутривидовой дифференциацией. По мере прогрессивного расхождения разновидностей становятся видами, виды претерпевают дальнейшую дифференциацию и преобразуются в роды, роды становятся семействами и т. д. В основе теории Дарвина лежит, таким образом, принцип дивергентного развития форм. Термин «дивергенция» является, правда, не достаточно ясным, так как расхождение признаков не ограничивается двумя новыми формами, а может привести к одновременному обособлению очень многих экотипов и разновидностей.

Расхождение признаков различных форм при внутривидовой дифференциации представляет собой наиболее ясный и почти непосредственно наблюдаемый этап эволюционного процесса. Вопрос о переходе разновидностей в виды также разрешается теперь большинством биологов в духе дарвиновских представлений. Однако вопрос о дальнейшей дивергенции форм, о переходе видов в роды и т. д. нередко рассматривается независимо, разрешается в иных направлениях и приводит к разрыву логического построения Дарвина и, следовательно, к полному отрицанию дарвиновской теории эволюции. По этому пути пошел в свое время палеонтолог Э. Коп, принимавший существование различных факторов для видовой дифференциации, с одной стороны, и для образования родов и высших систематических категорий, с другой. На такую же точку зрения встал в новейшее время и Ю. Филипченко, полагавший, что процессы видообразования вполне выяснены, в особенности благодаря современным методам генетического анализа, но что эти процессы не имеют ничего общего с эволюцией организмов, движущие силы которой от нас еще совершенно скрыты. Из других современных критиков Дарвина следует еще упомянуть Л. Берга, который, если и не отрицает возможности дивергентной эволюции, то отводит ей очень скромное место, полагая, что «общий путь эволюции, ее главнейшие черты обусловлены изначальными различиями и конвергентными сходствами, а это несовместимо с теорией естественного отбора».

Мы уже указывали на то, что начальная дифференциация, т. е. первое обособление новых форм, есть всегда результат известной дивергенции, связанной с приспособлением к местным, экологическим или географическим условиям существования (т. е. дивергенция оказывается адаптивной). Дальнейшая эволюция обычно также оказывается дивергентной, как это видно на огромном материале современных и ископаемых форм, пока-

¹ Происхождение видов, гл. IV.— Ч. Дарвин. Соч., т. III. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 351—352.

зывающих на всех больших группах животных ясную адаптивную радиацию. (Здесь можно напомнить, что самое понимание адаптивной радиации было введено Г. Осборном, которого никак нельзя заподозрить в чрезмерной приверженности к взглядам Дарвина.)

Так, например, класс млекопитающих распался на многочисленные отряды, характеризующиеся родом пищи, особенностями местообитания, т. е. экологическими условиями существования (насекомоядные, рукокрылые, хищные, копытные, китообразные, грызуны, приматы и пр.). Каждый из этих отрядов распался на подотряды и семейства, которые, в свою очередь, характеризуются не только морфологическими признаками, но и экологическими особенностями (формы бегающие, скачущие, лазающие, роющие, плавающие и т. п.). Наконец, и внутри семейства мы находим роды и виды, различающиеся по образу жизни, по объектам питания и т. п. Все это указывает на то, что адаптивная дивергенция форм лежит в основе всего эволюционного процесса. Вместе с тем это показывает, что эволюция вновь обособляющихся форм идет в различных, но определенным образом характеризующихся направлениях. В этом выражается направленность эволюционного процесса, т. е. известная его закономерность, которая заставляет нас поставить вопрос: чем определяется эта направленность? Дивергентный характер эволюции на самых начальных этапах обособления новых форм указывает на среду как на фактор, определяющий направления эволюционного процесса. Дифференциация форм всегда связана с биологическим (экологическим, сезонным) или географическим обособлением и носит более или менее ясно выраженный характер приспособления к местным (или сезонным) условиям существования. В направленности дивергентной эволюции совершенно ясно сказывается влияние изменения среды на организм. Как мы уже разбирали раньше, проблема адаптации организмов может быть разрешена только в свете дарвиновской теории естественного отбора. В таком случае мы должны признать, что направленность эволюционного процесса, выражающегося в дивергенции обособляющихся форм, объясняется положением организма во внешней среде и осуществляется через посредство естественного отбора. Пока устанавливаются новые соотношения и к организму как бы предъявляются строго определенные требования, естественный отбор имеет определенный направленный характер (ортоселекция).

Дивергентная эволюция совершенно ясно наблюдается на начальных стадиях обособления местных форм. Однако возможность экологической характеристики крупных систематических подразделений (вспомним важнейшие отряды млекопитающих) определенно указывает на то, что и дальнейшие процессы эволюции имеют нередко длительно дивергентный характер.

Длительность дивергентной эволюции находится в явной зависимости от степени специализации, связанной с данным расхождением. Если всеядная форма дает начало хищным и растительноядным, это связано с крупными преобразованиями всей организации. У первых развиваются орудия нападения, преобразуются органы питания (рвущие и режущие зубы млекопитающих), прогрессируют органы чувств (особенно органы зрения), развиваются центральная нервная система и специальные инстинкты хищника. У вторых развиваются средства защиты, органы питания преобразовываются в другом направлении (складчатые и лунчатые зубы млекопитающих, дифференцированный кишечник), прогрессируют нередко другие органы чувств (орган слуха) и иные инстинкты (часто — стадность). Новые формы образуются здесь в результате длительной эволюции в различных направлениях. Дивергенция приводит к крупным различиям в организации. Таково было разделение первичных насекомоядных млекопитающих на современных насекомоядных, хищных, копытных и грызунов. Так же велико может быть разделение и при расхождении в образе жизни и, в особенности, при переходе в разные среды, как это видно на примере расхождения между насекомоядными и рукокрылыми, между хищными, ластоногими и китообразными, между насекомоядными и приматами.

В случае расхождения форм, связанного с более детальной специализацией, преобразования не столь глубоки. Дифференциация копытных на лесные, степные и горные формы или расхождение хищных по характеру жизни и добывания пищи (собаки, куницы, кошки) не захватывают всей глубины организации. Наконец, распадение известной группы (семейства) животных на роды и виды оказывается еще менее глубоким: оно касается известных деталей строения, более частных функций и нередко простирается на множество «индифферентных» признаков.

С точки зрения дарвиновской теории естественного отбора все это вполне понятно. Как подчеркивал Ч. Дарвин, дивергенция означает распределение ролей и «Преимущества, доставляемые обитателям данной страны разнообразием их строения, в сущности те же, которые доставляются индивидуальному организму физиологическим разделением труда между различными его органами...»¹. Поэтому, чем дальше идет специализация, тем тоньше становится это распределение ролей. Мало специализированные организмы пользуются еще в значительной мере той же территорией и той же пищей, и только далекое расхождение в процессе эволюции может смягчить их конкуренцию. Специа-

¹ Происхождение видов, гл. IV.— Ч. Дарвин. Соч., т. III. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 353.

лизированные организмы гораздо быстрее и легче подвергаются дальнейшей дифференциации и распадаются на множество узко специализированных форм. Здесь самое незначительное и иногда даже поверхностное изменение может привести к полному устранению конкуренции между новыми формами. Переход гусениц на питание разными кормовыми растениями сразу устраняет конкуренцию между ними, хотя и может быть связан с ничтожнейшими изменениями инстинктов и внешнего вида бабочки. Небольшое изменение окраски, в связи с соответствующим изменением инстинктов, может разделить известную форму на территориально разграниченные и потому неконкурирующие более группы. Если дикая серая окраска («агути») грызунов *Perognathus* дифференцируется в Калифорнии соответственно окраске почвы и дает на белом песке почти белую форму, а на черной лаве — темную, то этим самым фиксируется и местопребывание этих форм — они входят в состав иных биоценозов и между собой более не конкурируют. Точно также сказывается и сезонное разграничение: многочисленные расы атлантических сельдей различаются по месту и времени икрометания и, таким образом, устраняется конкуренция между развивающимися мальками различных рас. То же самое касается и сезонных рас многих осетровых, лососевых, карповых рыб. Морфологические различия между ними при этом обычно едва уловимы.

Чем более специализирован организм, т. е., чем уже ограничены условия его существования определенными требованиями, тем дальше должна идти специализация. При возрастающей конкуренции переживают лишь те формы, которые максимально используют местные условия существования, т. е. формы, которые достигают максимальной специализации и максимального разграничения потребностей.

Только тогда, т. е. «при наибольшем разнообразии строения», будет осуществлена и «наибольшая сумма жизни». Возможный предел такой дифференциации указан уже Дарвином. По мере возрастания числа форм (видов, разновидностей) их численность должна падать. Однако малочисленные формы эволюируют медленнее и гораздо легче полностью истребляются. В процессе эволюции крупные популяции получают преимущества большей пластичности и будут постоянно вытеснять более малочисленные и потому менее пластичные формы. Этим самым процессу видовой дифференциации всегда ставится известный предел.

Мы говорили здесь о дивергентной эволюции, т. е. о дивергентном развитии целых организмов, характеризующих популяции, подвиды и виды животных. Дивергентная эволюция выражается, конечно, и в дивергентном преобразовании отдельных органов. В сравнительной анатомии учению о дивергентном развитии органов уделяется немало внимания. Одни и те же орга-

ны, эволюирующие в различных организмах и разных направлениях, получают различное строение. Результатом дивергентной эволюции известного органа являются его гомологи у разных организмов. Дивергенция определяется в данном случае разной функцией органа, т. е. различным его отношением к внешней среде. Таким образом, дивергентное развитие гомологичных органов зависит от различных условий внешней среды (с которыми данные органы связаны).

Мы обращаем особое внимание на значение среды, которая через естественный отбор приводит к дивергенции (радиации) форм, к ослаблению конкуренции между ними, к специализации и таким путем — к максимальному использованию этой среды. Роль внешней среды выступает совершенно ясно. Однако не следует недооценивать и значения самих организмов в их дивергентной эволюции. Самая возможность дивергенции, т. е. происхождения разных потомков от одних и тех же родителей, указывает на возникновение известных различий в самих организмах. Специфичность реакции организма на изменение среды определяется в основном самим организмом (как это будет видно при рассмотрении явлений конвергентного схождения и необратимости эволюции), но несомненно, что расхождение признаков и направление этого расхождения определяются в значительной мере и внешней средой, действующей через посредство естественного отбора, т. е. переживания наиболее приспособленных особей и популяций. Следовательно, дивергенция определяется лишь различием в конкретных соотношениях, устанавливающихся между данными группами особей и средой их обитания.

3. Параллелизм и конвергенция

По Дарвину, глубокое сходство в строении различных организмов объясняется их родством, а различия — дивергентным развитием. Глубокое сходство в строении всех млекопитающих объясняется их родством и, в частности, сходство между приматами и человеком указывает на общность их происхождения. Различия между хищными и копытными объясняются дивергенцией, основанной на приспособлении к различному образу жизни и разному питанию. Различия между человеком и приматами, выражающиеся в строении конечностей, грудной клетки, в развитии коры большого мозга, в голосовом аппарате и в других особенностях, объясняются дивергенцией, обусловленной различной средой обитания. Антидарвинисты неоднократно пытались подорвать значение этих положений указанием на то, что сходство строения может покоиться не на родстве, а на схождении признаков. Ч. Дарвин сам возражал против предположения, что такое схождение признаков может привести к значительным степеням схождения. «Форма кристалла определяется исключи-

тельно молекулярными силами, и потому неудивительно, если несходные вещества принимают иногда одну и ту же форму; по отношению же к органическим существам мы должны помнить, что форма каждого из них зависит от бесконечно сложных отношений, а именно от возникновения изменений, причины которых слишком сложны, чтобы можно было их проследить,—от природы тех изменений, которые сохранились или были отобраны, что зависит от окружающих физических условий, а еще в большей степени от окружающих организмов, с которыми каждому существу приходится конкурировать: и наконец, от наследственности (элемента самого по себе непостоянного), связанной с бесконечным рядом предков, формы которых, в свою очередь, определялись такими же сложными отношениями. Невероятно, чтобы потомки двух организмов, первоначально резко между собой различавшихся, могли сблизиться в такой степени, которая привела бы к почти полному тождеству всей их организации. Если бы это происходило, то мы встретили бы одну и ту же форму, независимо от ее генетических связей, повторяющейся в далеко отстоящих одна от другой геологических формациях; но все данные геологии свидетельствуют против такого предположения»¹.

Дарвиновская теория расхождения признаков прекрасно объясняет нам существующее разнообразие форм растительных и животных организмов, допускающее «наибольшую сумму жизни». Предположение о значительной роли принципа схождения признаков находится в противоречии с этими фактами. Если бы явления конвергенции были правилом, а дивергенция наблюдалась в виде исключения (Л. Берг), то разнообразие органических форм уменьшалось бы в течение исторического развития: «сумма жизни» сокращалась бы и использование среды организмами становилось бы все менее совершенным. Органическая жизнь шла бы к закату, а не к расцвету. Вместо процесса эволюции происходила бы инволюция. Между тем палеонтологические данные указывают на постепенное распространение жизни, характеризующееся непрерывным завоеванием организмами новых мест в природе, что неизбежно сопровождалось дивергентной эволюцией. Вспомним, например, завоевание суши растениями и животными в конце девона, завоевание воздуха мезозойскими позвоночными (птерозавры и птицы), вторичный возврат в водную стихию некоторых рептилий (ихтиозавры, плезиозавры, мозозавры и др.) и млекопитающих (китообразные, сирены).

Если бы в результате конвергентного развития организмы и отдельные их органы приобретали действительно глубокое сходство строения, то мы утратили бы всякий критерий для разгра-

¹ Происхождение видов, гл. IV.— Ч. Дарвин. Соч., т. III. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 363.

ничения сходства, основанного на родстве, и сходства, обусловленного конвергенцией. Гомология органов была бы неотличима от их аналогии. Отсутствие критерия родственности форм естественно привело бы к ее отрицанию, т. е. привело бы к отрицанию основных достижений дарвинизма.

Теоретические построения некоторых антидарвинистов приобретают кажущуюся убедительность благодаря смещению понятий конвергентного и параллельного развития. Так же как Осборн, О. Абель и А. Н. Северцов мы должны четко определять конвергенцию как сходство, приобретенное независимо друг от друга далекими формами, и параллелизм как сходство, приобретенное независимо друг от друга родственными организмами. Далее мы увидим, что параллельное развитие близко родственных форм действительно сопровождается установлением весьма глубоких сходств, нередко с трудом отличимых от сходств, обусловленных унаследованием от общих предков. Если мы распространим понятие конвергентного сходства и на параллелизм (Л. Берг), то мы придадим ему незаслуженно большое значение не только в смысле большой распространенности явления, но и в смысле глубины схождения признаков. Вместе с тем мы потеряем критерий родства форм. Глубину сходства приходится в этом случае приписывать исключительно влиянию среды. Следовательно, недооценивается значение исторически сложившейся структуры организма.

Если мы, наоборот, будем все независимо приобретенные сходства обозначать как параллелизмы, то мы также теряем критерий родства форм. И в этом случае аналогия и гомология органов попадут в одну категорию. Глубина сходства приписывается теперь родству форм и в некоторых случаях (конвергенции) значение этого родства переоценивается. В «родственные» организмы легко попадут и такие далекие формы, как ихтиозавры и дельфины (Штейнманн).

В обоих случаях авторы принимают существование широкой полифилии, основанной на конвергентной, или параллельной, эволюции многих форм. Однако палеонтологические данные ясно указывают на монофилетический характер эволюции больших групп организмов во всех тех случаях, когда их история хорошо изучена. Мы будем строго придерживаться указанного расчленения понятий конвергенции и параллельного развития. В типических своих формах эти явления явно различны. Однако понятия близкого родства, лежащего в основе параллельного развития, и далекого родства, являющегося исходным положением для конвергенции, конечно, не могут быть резко разграничены. Поэтому на известных степенях родства явления конвергенции также переходят в явления параллельного развития. Все же разделение и даже противоположение понятий конвергенции и параллелизма совершенно необходимо. Возможная

глубина схождения признаков, имеющая решающее значение для понимания процесса эволюции, зависит именно от степени родства конвергирующих форм, и поэтому мы всегда должны учитывать степень их родственной близости. В противном случае, повторяю, является опасность смешения родственного схождения (т. е. гомологии) и параллелизма (т. е. гомойологии) с конвергентным сходством (т. е. аналогией). Явится опасность утраты критерия близости родства форм, ведущей к сомнениям в реальности самого этого родства и к возможному отрицанию самой эволюции.

Необходимо, однако, ввести более точное разграничение понятий конвергентного и параллельного развития, так как понятия близкого и далекого родства разграничимы лишь условно. В. Грегори недавно предложил обозначать как параллелизм схождение признаков форм, относящихся к одному отряду, а конвергенцией — схождение признаков организмов, относящихся по меньшей мере к различным отрядам (типам, классам и т. п.). Такое условное разграничение понятий покоится на условных же различиях между систематическими категориями разного порядка, которые являются результатом весьма субъективных оценок отдельных исследователей. Во всяком случае, никак нельзя говорить о равноценности таких категорий, как семейство или отряд, в различных классах и типах животного царства.

Поскольку основной задачей расчленения понятий конвергенции и параллелизма является проведение надежной грани между конвергентным и родственным сходством, т. е. между аналогией и гомологией органов, мы поступим правильно, если установим критерием для указанного расчленения единство или независимость происхождения этого схождения. Иными словами, вопрос ставится о том, обусловлено ли данное сходство только унаследованием от общего предка, несмотря на дальнейшее расхождение (гомология органов), или оно с самого начала расхождения формы возрастало вследствие параллельного развития на базе сходств, унаследованных от общего предка, или, наконец, данное сходство развилось совершенно независимо на базе первоначальных различий (аналогия органов). Поясним это несколькими примерами.

Сходство в организации птерозавров и птиц частью основано на их родстве, однако в значительной мере оно покоится и на конвергенции; так способность к передвижению в воздухе, послужившая основой для развития сходного строения, приобретена обеими группами животных совершенно независимо друг от друга. С другой стороны, сходство в строении представителей обеих главных групп птерозавров — птеродактилей и рамфоринхов — частью основано на параллельном развитии, так как переход к планированию в воздухе начался, несомненно, еще у общих предков этих групп.

Сходство в строении морских черепах — каретты (*Chelone*) и кожистой черепахи (*Sphargis*) — мы должны частью обозначить как конвергентное. Сходство это есть результат приспособления к одинаковому образу жизни в море, причем обе формы перешли к водной жизни независимо друг от друга. С другой стороны, сходства между тремя ветвями ластоногих — тюленями, сивучами и моржами, — поскольку они не объясняются унаследованием от общих предков, а приобретены позднее независимо друг от друга, мы должны обозначить как параллелизмы, так как эти сходства представляют собой результат приспособления к жизни в море, а это приспособление, т. е. развитие дальнейших сходств началось, во всяком случае, еще у общих предков всех ластоногих.

Перейдем теперь к разбору примеров типичной конвергенции и типичного параллелизма для того, чтобы оценить значение этих процессов в конкретной эволюции.

Конвергенция

Под конвергенцией мы понимаем независимое приобретение сходных структур различными, т. е. близким родством не связанными, организмами. Естественно, что эти организмы остаются во многом различными и, быть может, в некоторых отношениях даже продолжают развиваться дивергентно. Однако нельзя не обратить внимание на возможность развития сходных органов и признаков у совершенно различных организмов. Таковы, например, органы зрения у различных животных. Нередко они оказываются у весьма далеких животных поразительно сходными. В. А. Догель указывает на сходство в строении даже сложных глаз членистоногих и мантийных глаз пластинчатожабренных моллюсков. Полнота конвергенции здесь поражает. Нужно, однако, учесть и то обстоятельство, что основные принципы построения органа зрения в высшей степени ограничены чисто физическими законами. Еще больше поражает сходство между нефридиями ланцетника с его соленоцитами и нефридиями многощетинкового червя *Phyllodoce*. А. Заварзин указывает на «параллелизмы» многих гистологических структур. По нашему определению их следует обозначить как конвергенции. Можно указать также на конвергентное сходство наружных жабер многих животных, на сходство между кожными органами чувств у аннелид и моллюсков или на сходство между трахеями как органами воздушного дыхания, развившимися независимо у паукообразных и трахейных членистоногих. У позвоночных животных конвергентное сходство обнаруживают лапы многих морских рептилий и млекопитающих (особенно у ихтиозавров, плезиозавров, китообразных). На конвергенции основано и сходство между бифодонтными зубами тапиров, ископаемого ди-

нотерия и современного зайца, сходство между сложными бугорчатыми коренными зубами мастодонтов и крыс или складчатыми зубами слонов и водосвинки (*Hydrochoerus*). Большинство примеров конвергентного сходства относится именно к сходству в строении отдельных органов («аналогии»). Это сходство всегда покоится на сходстве в функциях данных организмов. В этом случае, следовательно, ясно видно значение среды в определении строения органа. Среда здесь влияет через функцию органа и, конечно, через естественный отбор наиболее приспособленного к несению этой функции, жизненно важной в данных условиях среды.

Гораздо реже конвергенция захватывает организацию животного в более широком масштабе, простираясь на ряд органов или целые их системы. В этом случае она обычно простирается на внешнюю форму тела, органы движения и вообще «эктосоматические» органы.

Такого рода конвергентное сходство мы видим, например, между пухоедами и вшами (*Mallophaga* и *Pediculidae*), которые сходны по внешности, строению кишечника и, конечно, образу жизни. Скорпионовы мухи (*Mecoptera*) до некоторой степени сходны с двукрылыми. Ручейники (*Trichoptera*) напоминают сетчатокрылых и сходны с некоторыми бабочками (*Micropteryx*). Подобное же сходство имеется между сельдевой акулой (*Lamna*), ихтиозавром и дельфином. Общая торпедообразная форма тела, расположение и форма плавников придают этим животным действительно большое внешнее сходство. Однако мы подчеркиваем, что это сходство является исключительно внешним. По своей организации акула является типичной рыбой, ихтиозавр рептилией, а дельфин обладает всеми чертами организации млекопитающего.

Во многих отношениях сходны между собой летающие ящеры (птерозавры) и птицы. Они сходны не только по внешности, т. е. по общей форме короткого тела с длинной шеей и положению округлой головы с клювом, но и по многим более глубоким признакам: зарастанию швов на черепе, величине глазниц и величине черепной полости. Пневматизация некоторых костей скелета, развитие кия на груди, увеличение числа крестцовых позвонков, строение плечевого пояса (форма и расположение лопатки), редукции малой берцовой кости и удлинение большой и многие другие черты дополняют это сходство птерозавров с птицами. Не все эти сходства основаны на конвергенции, некоторые, несомненно, основаны на действительном родстве этих форм. Однако во многом они приобретены независимо друг от друга в связи с приспособлением к летанию. Это касается не только общей формы тела, но и облегчения его веса (пневматизация костей), увеличения опоры для крыльев (плечевой пояс и грудина) и для задних конечностей, которые одни лишь под-

держивают тело во время хождения (крестец). На конвергенции основано, по-видимому, и сходство между бескилевыми птицами, которое в основном определяется переходом к бегу как единственному способу передвижения. Конвергенцией определяется общее сходство между «голенастыми» болотными птицами (журавли и цапли). На конвергенции основано также сходство между европейским кротом (*Talpa*) и другими кротообразными формами (золотой крот *Chrysochloris*, сумчатый крот *Notoryctes*), отчасти роющие грызуны (гофферы и цокоры).

Совершенно независимые друг от друга приспособления к одинаковому, в общем, образу жизни привели у сумчатых и плацентных млекопитающих к образованию многих форм приспособления, сходство которых покоится исключительно на конвергенции. Таковы, кроме только что упомянутых кротов, еще опоссумы (*Didelphys*), язвицы (*Perameles*), напоминающие крыс и мышей, водяной опоссум (*Chironectes*), напоминающий выдру (*Lutra*), сумчатый летун (*Petaurus*), напоминающий белку-летягу (*Pteromys*), сумчатый муравьед (*Murgescobius*), напоминающий настоящих муравьедов (*Murgescophaga*), сумчатый волк (*Thylacinus*), напоминающий настоящего хищника, сумчатый тушканчик (*Antechinomys*), напоминающий настоящих тушканчиков, и т. д. К явлениям конвергенции относятся и известные «географические» или, точнее, климатические «параллелизмы», выражающиеся в более крупной величине теплокровных животных холодных стран по сравнению с ближайшими представителями умеренных областей (правило Бергмана), в малой величине их ушей, хвостов и конечностей (правило Аллена), в большей величине кладок у птиц и помета у млекопитающих Арктики (правило Ренша), в усиленной пигментации тропических птиц (правило Глогера).

Во всех этих случаях сходство определяется приспособлением к сходным условиям существования, т. е. эволюция этих форм получила определенное направление соответственно требованиям внешней среды. С другой стороны, однако, выбор известной среды определяется и самим организмом. Кроме того, не следует переоценивать указанного влияния среды, так как конвергентное сходство все же никогда не бывает особенно глубоким, и в этом ясно сказывается значение исторически сложившейся организации (т. е. внутренних факторов). Вся организация в целом никогда не конвергирует. Схождение признаков касается в основном лишь тех органов, которые непосредственно связаны с данными (т. е. сходными) факторами внешней среды, т. е. лишь части эктосоматических органов. Во всей остальной организации обычно не только остаются изначальные ее различия, но они могут еще усиливаться благодаря продолжающейся в общем дивергентной эволюции.

Во всяком случае, никогда не может быть и речи о конвергентном развитии всей организации двух разных видов животных, и поэтому сходство, достигаемое в результате этой конвергенции, никогда не может быть таким глубоким, как сходство двух близко родственных организмов.

Параллелизм

Многие гистологические структуры развиваются, по-видимому, параллельно у близко родственных животных. Возможно, что костная ткань развивалась независимо в различных группах примитивных бесчелюстных и челюстных позвоночных, на общей основе волокнистой соединительной ткани. Приведу примеры, несомненно, параллельного развития: циклоидная форма чешуи у различных рыб с костным скелетом, которая во многих группах (Holostei, Crossopterygii, Dipnoi) развивалась независимо, на базе исходной космоидной и ганоидной формы; сложноскладчатая структура зуба у Holoptychiidae из кистеперых рыб и у Labyrinthodontia из стегоцефалов, развившаяся на базе унаследованной от примитивных кистеперых рыб простой радиальной складчатости основания зуба; цельные позвонки у различных рыб и древнейших амфибий (Holostei, Crossopterygii, Dipnoi, Stegoccephali), которые сформировались из отдельных элементов осевого скелета, развивавшихся на хорде и унаследованных от общих предков этих форм; редукция кожного панциря, которая происходила независимо у различных стегоцефалов; образование височных ям и дуг черепа, которое у различных амфибий и рептилий произошло сходным путем — редукцией первично сплошной крыши стегального типа, унаследованной рептилиями и амфибиями от их общих предков — стегоцефалов; в том и другом случае редукция панциря ведет к облегчению веса и увеличению подвижности животного на суше; параллельно шло увеличение числа крестцовых позвонков у различных динозавров, птерозавров и птиц. Во всех этих случаях увеличение крестца обусловлено увеличением нагрузки на задние конечности (особенно при хождении на двух ногах) и вместе с тем оно происходило на базе уже существующих крестцовых структур, унаследованных от общих предков этих форм, т. е. в данном случае — от псевдозухий. Наконец, переход от стопохождения к пальцехождению у всех хорошо бегающих групп млекопитающих, особенно у копытных, также произошел параллельно.

В некоторых случаях параллелизмы охватывают целые системы органов или значительную часть всей организации. Так, например, во многом параллельно развивались двудышащие рыбы и амфибии. В особенности значительны параллелизмы в строении сердца и кровеносной системы. По всей вероятности, сходства в строении кровеносной системы возникли почти неза-

висимо в обеих группах, так как они у позднейших двудышащих (Protopterus) выражены более ярко, чем у примитивных (Ceratodus). Мы обозначаем эти сходства, однако, как параллелизмы, так как они развились на одной общей базе — на прогрессивном усилении значения легочного дыхания, которое унаследовано как двудышащими, так и амфибиями от их общих предков. Несомненно, эти органы добавочного воздушного дыхания имелись уже у тех кистеперых рыб, которые дали начало как двудышащим рыбам, так и амфибиям. Вероятно, и многие другие сходства между двудышащими и амфибиями основаны непосредственно на родстве этих групп. Таковы сходства в положении ноздрей, в строении центральной нервной системы и сходства в мочеполовом аппарате. С другой стороны, можно утверждать, что особенности в строении челюстей и в их укреплении на осевом черепе развились в обеих группах совершенно независимо, и сходство, выраженное в автостилии черепа двудышащих и амфибий, основано на конвергенции: оно еще не было подготовлено в строении черепа примитивных кистеперых рыб. Наконец, нельзя не отметить, что, несмотря на все эти значительные сходства, обе группы развивались в общем все же дивергентно. Наиболее резко выразилось расхождение признаков в зубном аппарате. У двудышащих развивались сложные зубные пластинки на месте внутреннего ряда зубов и исчезли зубы наружного ряда при одновременной редукции соответствующих им зубных и челюстных костей. У амфибий же сохранились многочисленные отдельные конические зубы, главным образом, наружного ряда, сидящие на хорошо развитых зубных и челюстных костях. Совершенно различно пошло развитие костей крыши черепа. Дивергентно развились хрящевой череп, затылочная часть которого значительно возросла у двудышащих за счет присоединения элементов позвоночника, конечности и их пояса, осевой скелет и многие другие органы. Все это показывает, что в конкретной эволюции целых организмов явления дивергенции могут сложным образом переплетаться с параллельным развитием различных органов и сопровождаться также конвергенцией в строении отдельных частей.

Чем более близки родственные связи между организмами, тем чаще явления параллельного развития захватывают весьма значительные части всей организации. Палеонтологические данные указывают на длительное параллельное развитие большинства родственных форм. Целые группы близких организмов развиваются как бы пучками параллельных путей в течение долгих геологических периодов. Как на пример такого параллельного развития можно сослаться на историю хоботных (по новейшей монографии Г. Осборна).

В этих случаях близко родственные организмы развиваются столь сходно, что иногда возникают вполне законные сомнения

насчет происхождения тех или иных частных сходств путем наследования от общего предка или путем параллельного развития на некоторой общей основе. При очень близких степенях родства и сами параллелизмы в развитии весьма сходных и, конечно, гомологичных частей становятся столь глубокими, что вполне имитируют и значительное сходство.

Параллельное развитие, как и конвергенция, определяется требованиями сходного положения организма во внешней среде. Разные организмы реагируют на известные факторы этой среды (через процесс отбора) до известной степени сходными изменениями. Однако вполне естественно, что сходство реакций определяется при данных условиях среды также и сходством унаследованного строения самих организмов. Поэтому, чем ближе эти организмы друг к другу, тем более сходны и их реакции на одинаковое изменение среды. Только очень близко родственные организмы могут ответить на изменение жизненной обстановки вполне сходными, т. е. параллельными, изменениями всего своего строения.

В явлениях параллельного развития выражается, следовательно, особенно ясно значение как внешних, так и внутренних факторов в определении (через естественный отбор) направления эволюционного процесса. Вместе с тем широкая распространенность параллелизмов, в принятом здесь смысле, не только не противоречит дарвиновской теории, кладущей в основу эволюции явления дивергенции, но, наоборот, дает лишь еще более серьезные доказательства значения различных форм борьбы за существование в процессе эволюции.

Первоначальное расхождение признаков ведет, по Дарвину, к ослаблению борьбы за существование, точнее к ослаблению конкуренции, в особенности между наиболее уклоняющимися формами. Мы уже отмечали, что для более специализированных организмов иногда уже самое незначительное расхождение в отдельных признаках (например, в окраске) ведет к полному разделению территории обитания или жизненных средств, т. е. к полному устранению конкуренции. В этом случае новые экологические (или географические) формы продолжают жить рядом в том же климате и в почти той же общей обстановке, борясь нередко с теми же паразитами и врагами. Естественно, что такие формы продолжают эволюировать в сходных направлениях.

Приведем несколько примеров. После формирования бесхвостых амфибий, характеризующихся скачкообразным способом передвижения, они широко расселились главным образом по более влажным лесам, лугам и болотам, образовали много местных форм, как географических, так и экологических. В общем, однако, все представители этой группы сохраняли сходный образ жизни и при переходе к более быстрым движениям скач-

ками естественно развивались во многом параллельно. То же касается, например, ящериц или змей. Большая группа чаек и крачек, несмотря на множество различных форм, всегда связана с водой по роду своего питания и, несмотря на некоторую начальную дивергенцию, в дальнейшем развивается преимущественно параллельно. Рукокрылые, обособившись от насекомых, частью перешли даже на совсем иное, именно растительное, питание, однако все они ведут весьма сходный образ жизни и, естественно, развиваются в параллельных направлениях. Ластогоние также связаны между собой сходным образом жизни и в большинстве сходным питанием; соответственно они развивались во многом параллельно. То же можно сказать о приматах как всеядных обитателях леса. Само собой разумеется, что при переходе из этой нормальной для всей группы обстановки в иную это сразу начинает сказываться более явной дивергенцией по целому ряду признаков (из приматов, например, павианы, сменившие жизнь в лесу на жизнь в открытых местах).

В явлениях параллельного развития довольно ярко выражается закономерная направленность эволюции целых групп организмов. Так как параллельно эволюлирующие формы одной группы развиваются нередко в разных местностях, в несколько различной обстановке и иногда даже в разных климатах, то в этих параллелизмах многие авторы видят доказательство внутренней закономерности самого эволюционного процесса. Эволюционный процесс идет будто бы под контролем внутренних сил организма, направляющих его по определенному руслу, к определенной цели. Таковы, например, «автономические причины» Л. С. Берга [1922], ведущие к конвергенции форм и параллелизмам «независимо от всякого влияния внешней среды». В этом случае «эволюция в значительной степени предопределена»... «она есть в значительной степени развертывание или проявление уже существующих зачатков» [с. 278]. Л. С. Берг пытается обосновать эти выводы в особенности также явлениями «предварения признаков» или «филогенетического ускорения», когда организм «опережает свой век или средний уровень своих сотоварищей по группе», т. е. когда у низшего организма появляются признаки геологически более молодых и по своему развитию более высоко стоящих форм. Фактический материал, приводимый Л. Бергом, неравноценен. С одной стороны, он указывает на то, что эмбриональные изменения предков могут быть использованы для эволюции взрослой формы у потомков (в этой возможности не может быть никаких сомнений). С другой, он содержит весьма поверхностные аналогии («плацента» акул «предваряет» плаценту млекопитающих). И, наконец, в особенности используются данные о параллельном развитии родственных форм, которые эволюировали с разной скоростью, так что более древние представители частью «предваряли» строение поз-

дневших форм. Мы не будем отрицать того, что эти последние явления указывают на значение внутренних факторов в эволюции. Однако под этими внутренними факторами мы понимаем лишь исторически сложившуюся наследственную структуру организма. Кроме того, мы не сомневаемся, что все эти параллельные изменения все же полностью зависимы в своем развитии и от факторов внешней среды. Только соотношения, устанавливающиеся между организмом (с его внутренними факторами) и средой (с ее внешними факторами), решают вопрос о направлении естественного отбора, а следовательно, и эволюции данных форм. Если мы видим параллельную эволюцию разных (но родственных) форм в несколько различной обстановке, то это объясняется не только близким родством этих форм, но и сходным положением организма в данной среде. Положение разных организмов может быть весьма сходным и в различных средах. В каком бы климате ни жили копытные, они все спасаются от различных хищников путем бегства. Поэтому во всех ветвях копытных наблюдается развитие крайних степеней пальцехождения и затем постепенная редукция краевых пальцев. В какой бы обстановке ни жили хищные, прогрессивное развитие орудий нападения (когтей и зубов), органов чувств головного мозга всегда имеет для них жизненно важное значение. Способ питания как элемент внешней среды остается здесь одинаковым, и это определяет известный параллелизм в их развитии. Лишь теория естественного отбора Дарвина, предполагающая взаимодействие внешних и внутренних факторов на всех этапах эволюции и при всяких условиях, объясняет нам не только начальную дивергенцию форм, но и нередко наблюдаемые параллелизмы в дальнейшей эволюции.

Генетические основы параллельной эволюции. Мы установили, что на определенные изменения факторов внешней среды родственные организмы отвечают аналогичными изменениями. Эти изменения устанавливаются в более прочной «наследственной» форме, однако лишь через естественный отбор наиболее приспособленных в данных условиях борьбы за существование особей. Материалом для отбора являются индивидуальные отклонения строения (основанные на индивидуальных отклонениях в норме реакции развивающегося организма), т. е. мутации. Таким образом, мы предполагаем, что родственные организмы дают сходные мутации. Это предположение является вполне обоснованным, так как установлено существование весьма сходных «параллельных» мутаций даже у сравнительно мало родственных организмов. Близкие же формы — виды одного рода или даже одного семейства обычно дают почти совершенно одинаковые мутации (например, разные виды дрозофилы). С другой стороны, это вовсе не значит, что «параллельные» мутации покоятся непременно на одинаковых изменениях одних и тех же

генов. Мы знаем, что разные гены одного и того же организма дают нередко мутации с весьма сходным выражением. В особенности же это касается незначительных изменений, вносимых генами-модификаторами. А так как в ходе эволюции, очевидно, отбираются лишь подходящие комбинации более мелких мутаций, то параллельные изменения могут строиться и на совершенно различной генетической основе. Не только параллельные, но даже вполне сходные структуры и признаки могут приобрести у разных видов совершенно различную архитектуру [Харланд, 1937].

4. Необратимость эволюции

Закон необратимости эволюции был совершенно ясно сформулирован Дарвином в «Происхождении видов»: «Группа, однажды исчезнувшая, никогда не появляется вновь». «Нетрудно понять, почему вид, раз исчезнувший, никогда не может появиться снова, если бы даже снова повторились совершенно тождественные условия жизни — органические и неорганические. Если бы потомок какого-нибудь вида и мог (что, без сомнения, и случалось весьма нередко) приспособиться таким образом, чтобы занять в экономии природы место, занимаемое другим видом, и, таким образом, заместить его, все же обе формы — старая и новая — не были бы вполне тождественны, потому что обе они почти, несомненно, унаследовали бы от своих различных прародителей различные признаки, а организмы, уже различные, будут и изменяться различным образом» [1939, с. 541].

Однако закон необратимости эволюции получил известность только благодаря бельгийскому палеонтологу Л. Долло [Dollo, 1893], который иллюстрировал его палеонтологическими данными, дал ему краткую формулировку и наименование закона. По Л. Долло: «Организм не может вернуться, даже частично, к предшествующему состоянию, уже осуществленному в ряде его предков». «Организм никогда не возвращается в точности к предшествующему состоянию, даже если он попадает в условия существования, идентичные тем, которые он прошел. Но в силу неразрушимости прошлого, ... он всегда сохраняет следы промежуточного этапа, пройденного им».

Закон необратимости эволюции — одно из самых замечательных, самых красивых и обоснованных обобщений в биологии. Он имеет огромное принципиальное значение («неразрушимость прошлого»). Однако вследствие краткой формулировки закона необратимости эволюции он не всегда бывал правильно понят и вызывал порой не вполне обоснованные возражения. О. Абель дает следующую, пространную формулировку закона Долло:

1. «Орган, редуцированный в течение исторического развития, никогда не достигает вновь своего прежнего уровня; вполне исчезнувший орган никогда не восстанавливается».

2. «Если приспособление к новому образу жизни (например, при переходе от хождения к лазанию) сопровождается утратой органов, которые имели большое функциональное значение при прежнем образе жизни, то при новом возвращении к старому образу жизни эти органы никогда не возникают вновь; вместо них создается замена иными органами».

Закон необратимости эволюции не следует распространять за пределы его применимости. Наземные позвоночные происходят от рыб, и пятипалая конечность есть результат преобразования парного плавника рыбы. Наземное позвоночное может вновь вернуться к жизни в воде, а пятипалая конечность при этом приобретает вновь общую форму плавника. Внутреннее строение плавникообразной конечности — лапа — сохраняет, однако, основные признаки пятипалой конечности, а не возвращается к исходному строению рыбьего плавника. Амфибии дышат легкими. Жаберное дыхание своих предков они утратили. Некоторые амфибии вернулись к постоянной жизни в воде и вновь приобрели жаберное дыхание. Их жабры представляют, однако, личиночные наружные жабры. Внутренние жабры рыбьего типа исчезли безвозвратно. У лазающих на деревьях приматов первый палец до известной степени редуцируется. У человека, происшедшего от лазающих приматов, первый палец нижних (задних) конечностей подвергся вновь значительному прогрессивному развитию (в связи с переходом к хождению на двух ногах), но не возвратился к исходному состоянию, а приобрел совершенно своеобразную форму, положение и развитие. Следовательно, прогрессивное развитие не только может сменяться регрессом, но и регресс иногда сменяется новым прогрессом. Однако никогда развитие не идет обратно по пройденному уже пути и никогда не ведет к полному восстановлению прежней организации.

Факты частичной обратимости эволюции привели П. Сушкина [1915] к отрицанию закона необратимости эволюции в его классической формулировке. П. Сушкин говорит о принципиальной обратимости эволюции и о пределах этой обратимости, диктуемых сохранением предковых признаков в онтогенезе. С утратой былых признаков в онтогенезе их восстановление во взрослых состояниях организма становится невозможным. Возможность возврата пережитых комбинаций признаков ограничивается также наличием гетерохроний, меняющих прежние соотношения между различными зачатками. Невозможность восстановления таких соотношений приводит П. Сушкина к признанию «фактической необратимости» эволюции.

В новейшее время вопрос об обратимости эволюции подвергнут критическому разбору С. И. Огневым [1945]. Он различает следующие формы частичной обратимости эволюции, или «рверсии», в широком смысле: 1) реверсии, обусловленные за-

держкой онтогенетического развития, каковы известные явления неотении, а также другие филогенетические изменения, основанные на недоразвитии, как, например, широкая укороченная цевка пингвинов и фрегатов или задержка в зарастании лобного шва у человека, 2) филогенетическая реверсия, примерами которой служат вторичное раскручивание раковины аммонитов и упрощение ее лопастной линии.

Частичная обратимость эволюции и возможность некоторой деспециализации не могут служить основанием для отрицания закона Долло. Вопрос, однако, в правильной формулировке закона и, особенно, в правильном его применении. В настоящее время можно было бы предложить следующую формулировку закона необратимости эволюции: исторически измененный генотип с его нормой реакций никогда не восстанавливается в прежнем виде, даже если бы восстановились прежние соотношения между организмом и средой. Следовательно, не восстанавливается и прежний фенотип в целом. Однако до известной степени сходный фенотип может развиваться на новой генотипической основе.

В качестве примеров необратимости эволюции можно привести следующие. У раков-отшельников (*Paguridae*) брюшко сделалось мягким и асимметричным в связи с своеобразным инстинктом — прятать брюшко в пустую раковину моллюска. Рак *Lithodes* развивается еще как типичный отшельник (*Eupagurus*), но затем освобождается от раковины и приобретает вновь симметричное строение брюшка, которое, однако подгибается, как у крабов. Подобным же образом произошел сухопутный рак *Birgus* с подгибающимся брюшком от наземного отшельника (близкого к *Coenobita*). Восстановление свободной от раковины жизни привело не к восстановлению прежнего строения а к совершенно своеобразной форме, напоминающей по внешности краба [Harms, 1934]. Морские кожистые черепахи произошли от сухопутных, которые вторично перешли к жизни в воде. Во время юрского периода их предки перешли к жизни в открытом море, причем их панцирь постепенно редуцировался. В спинном панцире образовались фонтанели, сначала у наружного края, откуда они затем разрастались по направлению к невральным пластинкам, раздвигая по пути реберные пластинки. У *Protosphargis* из верхнего мела имелись лишь рудиментарные спинной и брюшной щиты. Потомки этих черепах, однако, стали от жизни в открытом море возвращаться в прибрежную зону прибоя. Это вызвало вновь развитие кожного панциря, дававшего в условиях морского прибоя хорошую защиту организму. Однако вместо возможного, казалось бы, разрастания рудиментов старого панциря, поверх последнего образовался совершенно новый панцирь, состоящий из мозаики многоугольных кожных окостенений. Таким образом, нижнетретичная черепаха *Psephophorus*

обладала рудиментарным первичным панцирем и поверх него — хорошо развитым вторичным панцирем из многочисленных костных пластинок. Потомки этих черепах перешли затем вновь к жизни в открытом море, и вторичный панцирь у них также редуцировался. У современной кожистой черепахи (*Dermochelys coriacea*) закладывается мозаика кожных костей вторичного панциря, но последний далее не развивается, у взрослого животного имеется два рудиментарных панциря — первичный (в виде реберных и краевых пластинок на спине и рудиментарных костей на брюхе) и вторичный (в виде рассеянных небольших звездчатых окостенений в коже).

Предки глубоководной рыбы *Suema atrum* утратили хвостовой плавник, являющийся у других рыб локомоторным органом. При переходе к хищному образу жизни развился новый «хвостовой» плавник за счет спинного и анального плавников. При развитии высокой дискообразной формы тела (у многих рифовых рыб) непарные плавники разрастаются в задней половине тела, брюшные плавники нередко исчезают, а ганоидные чешуи вытягиваются по бокам тела в высокие прямоугольники (например, *Cheirodus* из камешноугольных отложений). У *Pholidopleurus* (*Pholidophoridae*) также нет брюшных плавников, спинной плавник сдвинут назад, чешуи по бокам тела вытянуты в высокие прямоугольники. Однако эта рыба имеет веретенообразную форму тела, которая, очевидно, развилась вторично из дискообразной. Расположение плавников, форма и брюшные плавники не восстановились, однако, в прежнем виде. Предки современных птиц утратили зубы. У третичной птицы *Odontopteryx* вновь развились «зубы», не имеющие, однако, ничего общего с прежними зубами: это зубцы на роговом клюве.

Ластоногие произошли от близких к медведям хищников с редуцированным хвостом. При переходе к водной жизни хвост не восстановился и не преобразовался в плавательный орган (как у китов и сирен). Его место заняли обращенные назад задние конечности. Древнейшие сумчатые были древесными животными. В связи с этим у них первый палец противопоставлялся остальным, а второй и третий пальцы соединялись вместе (синдиктилия). От этих форм произошли наземные прыгающие кенгуру (*Marsupodidae*), у которых первый палец совершенно редуцировался. Некоторые из скачущих *Marsupodidae* перешли затем вновь к лазанию на деревьях. Однако у вторично древесных кенгуру (*Dendrolagus*) первый палец не восстановился.

Гораздо чаще восстанавливаются структуры, напоминающие прежние, при редукции органов. Здесь явления недоразвития, т. е. упрощения строения, нередко имитируют до известной степени примитивные исходные состояния. Однако и в этом случае пути редукции не являются обращенным повторением прежнего прогресса органа, и рудимент органа никогда не повторяет на-

чальных фаз его возникновения. Хотя при редукции гетеродонтной зубной системы у млекопитающих иногда восстанавливается простая коническая форма зубов и число зубов иногда увеличивается, однако при этом обычно теряется покров из эмали, а смена зубов не только не усиливается (соответственно многократной смене недифференцированных зубов предков млекопитающих), а наоборот, окончательно теряется (китообразные).

Несмотря на эти весьма убедительные факты, некоторые палеонтологи отвергают общую значимость закона Л. Долло и говорят об «обратимости» и «цикличности» эволюционного процесса. Исходными при этом являются весьма поверхностные аналогии между развитием определенных филогенетических ветвей и циклом индивидуальной жизни (Д. Броки и мн. др.). Уже давно указывали, что новые формы организмов вначале очень быстро преобразуются, быстро расселяются, дифференцируются и достигают известного расцвета. После этого они могут как бы останавливаться в своем развитии на неопределенно долгое время, чтобы, наконец, пойти по пути дегенерации к вымиранию. Это сравнивали с последовательностью характерных фаз жизни особи — молодостью, зрелостью, старостью и смертью. И как отдельная особь, отделив от себя частицу тела, дает начало жизни новой особи, так и некоторые из видов, находящихся на пути к дегенерации, испытывают обращение, особого рода омоложение, ведущее к возрождению новой филогенетической ветви, начинающей следующий цикл филогенетической жизни. Обычно аналогия проводится и дальше: восходящую фазу эволюции сравнивают с процессом роста молодого организма.

Об эволюции как об «органическом росте», управляемом законом ускорения и замедления, говорил уже Э. Коп, но в особенности развивал эту точку зрения Г. Эймер, который писал: «Органический рост (органозис), выражением которого, в свою очередь, является определенно направленное развитие (ортотенезис), есть главная причина трансмутации, а его местный перерыв, его временная задержка (генэпистазис) — главная причина разделения органического мира на виды». К этим представлениям присоединяется и Д. Соболев. По его мнению, цикличность развития определяется «внутренним законом»: «Вместе с Ваагеном и другими естествоиспытателями мы вынуждены признать существование присущего организмам внутреннего закона развития, по которому происходят их изменения во времени. Этот закон эволюции не зависит ни от отбора, ни от прямого воздействия среды. Благоприятные внешние условия необходимы для его проявления, неблагоприятные могут его задерживать, остановить или даже вызвать обратное развитие, но по устранении препятствий всегда опять наступает возрождение, снова начинается органический рост — стремление к большему усложнению организма, к более совершенному образованию

формы. По миновании революции эволюция снова вступает в свои права». Д. Соболев различает следующие «фазы биогенетического цикла»: 1) фазу органического роста, иначе — восхождение, или анабазис, 2) фазу устойчивости или установления — сташибазис, 3) фазу обратного развития, нисхождения, или катабазис, приводящего либо к вымиранию, либо к возникновению новых форм «путем быстрого сальтационного превращения, являющегося поворотным пунктом, с которого начинается филогенетическое возрождение; это и есть 4) фаза превращения, или метабазис, после которого начинается новый биогенетический цикл.

Возможность обращения эволюции доказывается собственно только отсутствием переходных форм между более крупными подразделениями — типами, классами и иногда отрядами животного царства. Это заставляет, конечно, предполагать, что процессы обособления больших групп происходили с большой быстротой, но никак не может служить доказательством того, что они происходили путем обратного развития от специализированных предков. Гораздо больше данных в пользу высказанного Э. Копом взгляда о значении неспециализированных форм для дальнейшего возникновения новых групп. Мы не отрицаем и возможности некоторой деспециализации, однако все эти аналогии с циклом индивидуального развития, и, в частности, с явлениями роста в высшей степени поверхностны. Мы выше ознакомились с факторами эволюции и могли убедиться, что они не имеют в сущности ничего общего с факторами индивидуального развития (изучаемыми «механикой развития»). Свести развитие организма к простому росту его является грубейшей недооценкой основного момента всякого развития, а именно новообразования, возникновения новых признаков и качеств. Самое понятие обратимости не применимо ни к филогенетическому, ни даже к онтогенетическому развитию.

Приведенные выше факты необратимости эволюции, почерпнутые из данных палеонтологии, имеют огромное значение для понимания закономерностей эволюционного процесса. Они доказывают с полной убедительностью значение исторически сложившейся структуры организма, т. е. внутренних факторов, для его дальнейшей эволюции. Организм, возвращающийся как будто в прежнюю среду, реагирует на эту среду уже иначе, чем реагировали его предки. История организма в новой среде (например, история жизни *Protosphaeria* в открытом море) не прошла для него бесследно, и при возвращении в прежнюю среду это уже не прежний организм. Вместе с тем два разных организма никогда не вступают в одинаковые соотношения со средой и не реагируют одинаково на одни и те же факторы внешней среды. Материалом для естественного отбора неизбежно будут наследственные изменения. Кроме того, и это основное,

всякая новая надстройка должна быть полностью согласована с существующей уже организацией, она строится на ее базе и должна вместе с нею образовать одно новое вполне жизнеспособное целое.

Факт необратимости эволюции с неопровержимой убедительностью доказывает значение внутренних факторов (т. е. исторически сложившейся структуры организма) для эволюции. С другой стороны, явления замены исчезнувших структур новыми, до известной степени сходными, по крайней мере функционально их замещающими при возвращении организма в прежнюю жизненную обстановку, доказывают с такой же отчетливостью и значение среды как фактора, определяющего направление эволюционного процесса. Взаимодействие внутренних и внешних факторов, т. е. исторически сложившейся организации с условиями жизненной обстановки, осуществляется при этом, очевидно, в процессе естественного отбора особей, наиболее приспособленных к данным условиям существования. Только конкретные соотношения, устанавливающиеся между организмом и средой, решают вопрос о направлении эволюции. Ни организм, ни среда сами по себе не ответственны за направленность этого процесса.

5. Направления эволюционного процесса

Факты необратимости эволюции показывают совершенно ясно, что эволюция конкретного вида организмов не может идти в любом направлении. Исторически сложившаяся структура организма ограничивает возможные пути эволюционного процесса известными пределами. То же самое показывают и явления конвергенции. Как бы ни была сходна среда, в которой развиваются различные (мало между собой родственные) виды организмов, эволюция последних не может пойти в одном и том же направлении. Поэтому конвергенция никогда не приводит к глубокому сходству строения. В лучшем случае приобретают известное сходство общая форма тела и некоторые эктосоматические органы. Наконец, весьма многочисленные факты параллельного развития целых групп организмов, связанных между собой более тесным родством, показывают опять-таки ограниченность путей возможной эволюции. С другой стороны, те же факты, будучи сопоставлены с явлениями конвергенции, указывают на близкое родство организмов, т. е. на сходство их исторически сложившейся организации, как на основное условие, выполнение которого допускает дальнейшее развитие глубокого сходства, т. е. действительно далеко идущего параллелизма. Все это говорит о значении исторической базы организации для дальнейшей эволюции. Иными словами, во всем этом ясно выражается значение внутренних факторов в определении направления эволюции.

Можно было бы думать о направленном мутировании (Иолос) и автоматическом накоплении, по крайней мере безвредных мутаций. Известные нам данные о частоте возникновения новых мутаций в определенном направлении не говорят в пользу таких предположений. И. М. Поляков [19366] склонен все же принять возможность ортогенетических процессов в смысле направленного накопления неадаптивных признаков, под давлением повторного мутирования, по крайней мере в некоторых случаях на низших ступенях эволюции, т. е. в процессе образования низших систематических категорий. Мне это представляется мало вероятным. Однако само собой разумеется, что в силу косвенного отбора по признакам приспособительного значения в ограниченной степени возможны и коррелятивные ортогенетические изменения без различного или даже отчасти вредного характера (на что указывает и И. Поляков).

Наиболее интересные и многочисленные примеры конвергенции и параллелизма относятся к признакам, имеющим явно приспособительное значение, а в этом случае все попытки объяснить эволюцию действием одних лишь внутренних факторов терпят решительное поражение.

Мы обращаем особое внимание на то, что в явлениях дивергенции, конвергенции и параллельного развития не меньшее значение имеют условия внешней среды, и вопрос о направлении эволюционного процесса всегда и на всех этапах эволюции решается реальными соотношениями между организмом и средой. Для буржуазной научной мысли характерно изолированное рассмотрение организма и среды. Определяющее значение приписывается либо внешней среде, либо внутренним факторам, либо последовательной комбинации того и другого.

Основатели теории ортогенеза В. Гааке и Г. Эймер полагали, что направление эволюционного процесса диктуется внешней средой (в духе механоламаркизма), хотя они и считались с тем, что реакция на изменение среды определяется в значительной мере самим организмом. Л. Берг [1922] принимает в своем номогенезе независимое друг от друга влияние внутренних причин, присущих самой природе организма, и внешней среды. Внутренние, или «автономические», причины «независимо от всякого влияния внешней среды» «побуждают организм к развитию в определенном направлении». Такая эволюция в значительной мере предопределена и представляет по существу «развертывание или проявление уже существующих зачатков» (с. 278). Л. Берг [1922] полагает, что эти «автономические причины» и ведут организмы, главным образом, по пути конвергентной эволюции. С другой стороны, совершенно независимо от этого выражается, по Л. Бергу, и направляющее действие среды в процессе эволюции: «Но кроме такого развертывания уже существующих зачатков происходит еще *новообразование* признаков,

которое совершается под воздействием географического ландшафта, тоже преобразующего формы в определенном направлении» [с. 279]. Это является обычной ошибкой формальной логики, стремящейся во что бы то ни стало резко разделить и противопоставить внешние и внутренние факторы развития, которые в действительности неразделимы и едины в своих проявлениях.

Что касается фактов, лежащих в основе теории ортогенеза, номогенеза и родственных им новейших построений, то здесь мы должны, прежде всего, отметить, что авторы этих теорий в весьма значительной мере опираются на искусственно подобранные ряды форм, которые ни в какой мере не соответствуют настоящим генеалогическим рядам предков.

Между тем при возникновении действительно новых форм их дальнейшее развитие идет не в одном каком-либо направлении, а в разных. Это выражено уже Дарвином в его известном принципе расхождения признаков. В новейшее время Г. Осборн основал на этом свой закон адаптивной радиации, опирающийся на огромный палеонтологический материал. Как известно, Осборна никак нельзя обвинить в чрезмерных симпатиях к учению Дарвина (он является, по существу, ламаркистом-ортогенетиком), и его закон адаптивной радиации есть лишь достаточное объективное отражение обычных соотношений.

Однако вполне естественно, что в частных ветвях, по мере их прогрессивной специализации, число возможных путей эволюции все более ограничивается. Это понятно именно с материалистических позиций, так как эти пути определяются конкретными соотношениями между организмом и средой, в которых исторически сложившаяся наследственная структура организма имеет огромное значение. Сложная организация не может быть изменена в любых направлениях, без нарушения ее жизнеспособности. И чем она сложнее, чем более она связана в своих приспособлениях с некоторыми специфическими сторонами внешней среды, тем больше ограничивается степень свободы этих изменений.

В этой связи следует привести слова Ф. Энгельса, имеющие чрезвычайно глубокий смысл: «Главное тут то, что каждый прогресс в органическом развитии является вместе с тем и регрессом, ибо он закрепляет *одностороннее* развитие и исключает возможность развития во многих других направлениях»¹.

Как указано выше, современные палеонтологические данные содержат огромный материал для суждения о направлениях эволюционного процесса. Явления конвергентного и параллельного развития и явления необратимости эволюции доказаны в основном на конкретной истории ископаемых животных. Эта же история дает нам, однако, еще и иные факты, говорящие

¹ Ф. Энгельс. Диалектика природы.— К. Маркс, Ф. Энгельс. Соч., изд. 2-е, т. 20, с. 621.

в пользу существования закономерностей, выражающихся в известных направлениях эволюционного процесса.

Прежде всего, палеонтология познакомила нас со многими рядами форм, отчетливо показывающими постепенный ход эволюции в определенном направлении. Таковы, например, многочисленные ряды аммонитов, иллюстрирующие постепенное усложнение лопастной линии. Из пластинчатожаберных моллюсков интересные ряды дают представители *Chamaea*, рудисты и мн. др. Известны ряды плиоценовых палудин (*Paludina* — *Tulotoma*) Славонни, свидетельствующие о постепенном ходе образования килеватых форм раковины из первоначальной гладкой. Наибольшего внимания заслуживают, однако, филогенетические ряды различных групп млекопитающих, так как их ископаемые остатки дают гораздо более полное представление об изменениях всей организации. Палеонтология позволила хорошо изучить историю многих копытных. В частности, одним из лучших примеров ортогенетического развития считается история лошади (О. Марш). Правда, после установления одного «ортогенетического» ряда его уже неоднократно заменяли другим, более правильным, а это указывает на известный произвол в выборе представителей ряда. Однако теперь, трудами главным образом Мэтью [Mattehew, 1926] и Осборна, история лошади в Северной Америке может считаться выясненной. Как и нужно было ожидать, развитие лошади вовсе не шло в одном только определенном направлении. Было множество боковых ветвей, развивавшихся во многом параллельно, но обнаруживавших также свои специфические отклонения (т. е. дивергенцию). Все эти боковые ветви вымерли, и современная лошадь имеет, конечно, лишь один ряд прямых предков. Основные представители этого ряда: *Eohippus*, *Orohippus*, *Mesohippus*, *Merychippus*, *Equus*. В этом ряду можно проследить постепенное изменение различных черт организации в одном определенном направлении: характерная дифференцировка зубов с образованием диастемы и моляризацией ложнокоренных зубов: усложнение строения коренных зубов складчатолунчатого типа; постепенное возрастание высоты их коронки, вплоть до образования характерного призматического зуба; преобразование конечностей, с постепенной редукцией малоберцовой и локтевой костей, причем локтевой отросток прирастает к лучевой кости; редукция краевых пальцев, вплоть до образования однопалой формы с небольшими рудиментами 2 и 4-го пальцев (грифельные косточки); наконец, неуклонное увеличение общих размеров тела. В вымерших боковых ветвях лошадиного ряда происходили в общем подобные же изменения. Хорошо изучена также история слонов от верхнеэоценового меритепия (*Moeritherium*) через *Palaeomastodon*, *Bunolophodon*, *Mastodon*, *Stegodon* к современным *Elephas*. Здесь также можно отметить целый ряд преобразований в опре-

деленном направлении. Вначале — редукция клыков и резцов, за исключением одной пары бивней, развивающихся прогрессивно во всем ряду, с дальнейшим преобладанием верхних и редукцией нижних; образование широкой диастемы; увеличение размеров ложнокоренных и коренных зубов; усложнение их строения от четырехбугорчатой к шестибугорчатой и многобугорчатой форме, слияние поперечных рядов бугров в складки и увеличение числа поперечных складок до 27 в задних зубах. Вместе с увеличением размеров идет сокращение числа одновременно функционирующих зубов до одной пары у новейших слонов (горизонтальная смена). Соответственно изменениям в зубной системе слонов и вследствие развития сильного мускулистого хобота изменяется и вся форма черепа. Поверхность черепной коробки увеличивается, причем разрастаются воздушные полости в костях. Для большинства слонов характерно также неуклонное возрастание общей величины всего тела.

Конечно, и слоны не развивались в виде одного ортогенетического ряда форм. По новейшей монографии Г. Осборна мы имеем здесь огромное количество ветвей, развивавшихся, однако, несмотря на частичную дивергенцию (иногда очень значительную; вспомним динотерия с повернутыми вниз нижними бивнями), во многом параллельно. Это параллелизм в развитии отдельных ветвей и указывает все же на известное ограничение возможных путей эволюционного процесса. О значении кажущейся направленности эволюции отдельных ветвей мы уже говорили. Большинство палеонтологов (О. Абель и др.) видят в ней результат давления внешней среды, понимаемого в духе механоламаркизма (как это выражено и в теориях ортогенеза В. Гаака и Г. Эймера) и дополняемого представлением об известной «инерции», присущей эволюционному процессу. Новейшие авторы (Осборн) объясняют эти явления существованием внутренних сил, направляющих эволюционный процесс в известное русло, и доходят до глубочайшей мистики, признавая «творческую волю живого» (Даке, Бойрлен и др.).

Мы отвергаем и то и другое «объяснение». Оставаясь на почве учения Ч. Дарвина, мы видим, что вопрос о направлении эволюционного процесса определяется всегда теми соотношениями, которые непрерывно устанавливаются между организмом и средой. Неуклонность пути эволюции показывает, что именно эти соотношения сдвигаются в одном определенном направлении, и это зависит как от изменения условий среды, так и от изменений в строении (и функциях) самого организма. Предки лошадей формировались как лесные животные, которые затем очень постепенно переходили к жизни в кустарниках, на лугах и лишь позднее приспособились к жизни в открытой степи. Таким образом, среда изменилась в одном определенном направлении. Соответственно изменилось и строение животного.

Его организация, в свою очередь, определяла, однако, и связанность с определенной средой. Определенно построенное животное не может жить в любой среде, и в выборе этой последней оно ограничено своей собственной организацией. Если эта организация носит черты специализации (а в известной мере это всегда имеет место), то животное обычно не может выйти за границы той среды, в которой оно развивалось, и лишь в пределах этой среды выбирает себе более частную среду. Это означает, однако, лишь дальнейшую специализацию. Следовательно, ограничение среды, связанное со специализацией, ведет, как правило, лишь к дальнейшему ограничению среды, т. е. к дальнейшей специализации. Эта прогрессивная специализация определяется предшествующей организацией и не может идти в любых направлениях. Лишь немногие направления эволюции могут дать известные преимущества для специализированного организма в его борьбе за существование. Таким образом, при определенных условиях среды или при определенном изменении ее условий специализированный организм, как правило, будет развиваться также лишь в определенном направлении — в направлении дальнейшей специализации.

Это явление не осталось незамеченным палеонтологами. Э. Коп сформулировал эту закономерность в ее зеркальном отражении, как закон неспециализированности, а Ш. Депере — прямо как «закон специализации филогенетических ветвей». Вместе с тем Ш. Депере отмечает, что специализация, как правило, не затрагивает всего организма полностью. Она касается обычно лишь группы органов, находящихся между собой в более или менее тесной функциональной связи и выражается в приспособлении к специальному образу жизни. При этом совершенствуются некоторые определенные функции, обеспечивая организм специализированным питанием и средствами передвижения, более высокой способностью к плаванию, лазанью, прыганью, беганью и т. п. Примерами являются приспособления конечностей к быстрому бегу у копытных, приспособления сирен к жизни в воде, дифференцировка зубов у хищных, усложнение лопастной линии у аммонитов и т. п.

Другая закономерность, выражающаяся в известном ограничении путей эволюции отдельных филогенетических ветвей, была сформулирована тем же Ш. Депере как «закон увеличения роста в филогенетических ветвях». Если в данном случае и трудно говорить об общем «законе», то все же во многих ветвях беспозвоночных и в большинстве изученных ветвей позвоночных действительно происходило неуклонное увеличение общих размеров тела. Это касается некоторых рыб, стегоцефалов и многих рептилий (динозавры), но особенно ясно видно в филогенетических рядах различных млекопитающих. Об увеличении размеров представителей лошадиного ряда и ископаемых

хоботных мы уже говорили. Однако то же обобщение можно сделать и в отношении других копытных, хищных, приматов и многих других групп. Общее увеличение размеров тела означает более экономный обмен веществ и может быть рассмотрено как частный случай специализации. В непосредственной борьбе хищника с его жертвой увеличение общих размеров тела дает первому известные преимущества в нападении, а второй — преимущества в защите. При связанности «цепей питания» увеличение размеров одного звена должно вести к увеличению размеров других звеньев.

Только дарвиновская теория естественного отбора дает удовлетворительное объяснение «направленности» эволюционного процесса. Более детально факторы, ведущие к постепенному увеличению общих размеров тела, будут рассмотрены в дальнейшем изложении.

6. Темпы эволюции

Палеонтологические материалы, а также некоторые данные биогеографии свидетельствуют о том, что отдельные ветви растительного и животного мира эволюировали с весьма различной скоростью. Нередко какая-либо весьма консервативная ветвь давала начало новым ветвям, которые быстро прогрессировали, и еще чаще прогрессивные ветви давали начало различным специализированным ветвям, которые затем как бы застывали на известном уровне специализации. Иногда даже в пределах одной и той же ветви удавалось установить смену различных темпов эволюции.

Первичные млекопитающие развивались в течение всего мезозоя относительно весьма медленными темпами. Однако в меловом и третичном периодах произошла чрезвычайно бурная радиация новых форм, приведшая к развитию многих ископаемых и всех современных семейств и родов. Наряду с этим, однако, специализированные представители клоачных млекопитающих сохранились до наших дней в виде почти неизменных реликтов (ехидна, утконос). От меловых двуутробок произошли все, частью весьма специализированные, современные сумчатые. Это результат очень быстрой эволюции. Однако исходная группа чрезвычайно мало специализированных *Didelphyidae* сохранилась почти без изменений до настоящего времени. Современные опоссумы немногим отличаются от меловых, но вместе с тем это не реликты, сохранившиеся в каких-либо ограниченных условиях существования, а вполне процветающая форма, занимающая довольно широкое экологическое поле. Представители родов *Didelphys* давали начало и различным более специализированным видам, однако они быстро вымирали. С другой стороны, современные *Caenolestinae* представлены относительно примитивными формами, а их боковые специализиро-

ванные ветви вымерли. Мало измененными пережитками мелких насекомоядных являются современные тенреки (*Centetes*, *Hemicentetes*). И насекомоядные в целом оказались очень консервативной ветвью. Однако несомненно от насекомоядных произошли все прогрессивные группы плацентных млекопитающих.

Если опоссумы и тенреки мало изменились за 60 миллионов лет их истории и темп их эволюции находится в глубочайшем контрасте с быстрой эволюцией большинства млекопитающих, то эволюция низших позвоночных знакомит нас с еще большими расхождениями. Гаттерия (*Sphenodon*) сохранилась мало измененной с триаса, т. е. почти за 200 миллионов лет, между тем как ящерицы и змеи проделали значительный путь дивергентной эволюции в гораздо более короткий срок (с юры). Из кистеперых рыб семейство *Coelacanthidae* сохранилось с триаса и представлено в современной фауне мало измененным реликтом *Latimeria*. Между тем их менее специализированные родственники (*Rhizodontidae*) оказались в высшей степени пластичными и дали, между прочим, начало всем наземным позвоночным, проделавшим огромный путь эволюции. Среди пресноводной фауны мы знаем таких архаических рыб, как двоякодышащая *Ceratodus*, ильная рыба *Amia calva*, панцирная щука *Lepidosteus*, многопер *Polypterus*, которые остановились на уровне развития своих мезозойских предков. Все это — реликты некогда богато представленных групп. Однако современные хищники морей — акулы — представляют ближайших родственников еще более древних палеозойских акул, обладавших в общем той же организацией. В особенности архаичны современные *Heptanchus*, *Chlamydoselachus* и *Cetoracion*. И вместе с тем акулы — процветающая группа, обладающая и теперь большим многообразием форм, большой численностью и широким распространением (очевидно, их успех в борьбе за существование связан с прогрессивным развитием органов обоняния, головного мозга и большой их подвижностью). За тот же период времени рыбы с костным скелетом достигли существенно новых форм организации, огромного разнообразия типов приспособления и заняли множество экологических ниш, недоступных для акулообразных. В частности, именно рыбы с костным скелетом заселили и все пресные воды. Все разнообразие современных форм костистых рыб развивалось в сравнительно короткий срок, протекший с конца мезозоя.

С еще большими контрастами знакомит нас история беспозвоночных. Высшие современные беспозвоночные — насекомые — довольно медленно развивались начиная с палеозоя. До наших дней сохранились некоторые мало измененные потомки палеозойских аптеригот, прямокрылых (включая тараканов), стрекоз и поденок. Однако наиболее прогрессивные типы насекомых, решительно господствующие в настоящее время и представленные

ные невероятным разнообразием форм, именно двукрылые, перепончатокрылые и бабочки, развились в течение сравнительно небольшого срока, начиная с юры. В морской фауне известно очень большое число архаических форм во всех типах, начиная с простейших (многие фораминиферы, как *Textularia* с кембрия, *Nodosaria* с силура), губок, гидрополипов (*Campanulagia* с кембрия, *Tubularia* с силура), аннелид, мшанок и брахиопод (*Lingula* с кембрия, *Discina*, *Crania*, *Rhynchonella* с силура) и кончая ракообразными (*Ostracoda* с кембрия, *Estheria* с девона) и моллюсками (*Pleurotomaria*, *Patella* с кембрия, *Turbo*, *Trochus*, *Nucula*, *Avicula*, *Dentalium* и др. с силура). Наряду с такими архаическими формами известны и многие формы, оказавшиеся гораздо более пластичными. Из ракообразных заслуживают внимания крабы, обособившиеся еще в конце палеозоя, но испытавшие весьма бурную эволюцию начиная с юры и представленные в настоящее время огромным разнообразием очень активных форм. Особенно интересны головоногие. В палеозое процветали разнообразнейшие наутилиды, которые были быстро вытеснены аммоноидеями. Однако *Nautilus* сохранился до наших дней в качестве почти неизменного потомка палеозойских форм. Аммониты господствовали в мезозое и были, в свою очередь, вытеснены своими прогрессивными потомками — современными головоногими, которые проделали с мезозоя относительно быструю эволюцию. Такие же контрасты наблюдаются и в эволюции растений. Наряду с постепенной эволюцией хвойных и бурной эволюцией покрытосеменных, некоторые их предковые формы сохранились почти неизменными с палеозоя. Таковы гинкговые, араукарии и саговниковые.

Откуда эти различия в темпах эволюции? И в этом вопросе, как и в вопросе о причинах вымирания, различные авторы пытаются возложить ответственность либо на внешние факторы, либо на внутренние. Однако и в данном случае вопрос может быть разрешен исключительно с позиций дарвинизма, учитывающего взаимодействие внешних и внутренних факторов, которое определяет не только направление и качественное своеобразие эволюционного процесса, но и его темпы. Прежде всего, мы должны отметить, что возможности быстрой эволюции определяются наличием свободных мест в природе, которые могут быть заселены и обладают достаточными жизненными ресурсами. Это видно по богатой радиации некоторых форм, заселивших океанические острова и нашедших там благоприятные условия для своего существования и размножения. Таковы известные примеры улиток *Achatinellidae* на Гавайских островах, *Partula* на островах Таити, вьюрков *Drepanididae* на Гавайских островах, вьюрков *Geospiza* и пересмешников *Mimus* на Галапагосских островах и мн. др.

То же самое касается и заселения новых водоемов тектонического происхождения. В восточноафриканских озерах произошла быстрая радиация некоторых моллюсков и рыб (в оз. Танганьика сем. *Chromidae*, в Виктории-Ньянзе рода *Naplochomis*, в оз. Эдуард пелагические *Syrpinodontia*). В Байкале образовались многочисленные и очень разнообразные роды и виды бокоплавов (*Gammaridae*), планарий, олигохет, моллюсков, а также много видов рыб сем. *Cottocomphoridae*, родственных бычкам-подкаменщикам (*Cottidae*). Во всех этих случаях происходило очень быстрое и богатое видообразование [Шмальгаузен, 1943, 1946].

Нас, однако, интересуют в настоящей книге не столько темпы видообразования, сколько темпы прогрессивной эволюции большого масштаба. Здесь приходится напомнить сказанное ранее о значении различных факторов на разных этапах самой эволюции. Мы отмечали, что возрастающая в процессе эволюции активность организма и его индивидуальная приспособляемость ведут к увеличению пластичности и ускорению *возможных* темпов эволюции. Реализация же этих возможностей зависит от положения организма во внешней среде и в особенности от его взаимоотношений с другими организмами. Лишь при наличии избирательной элиминации индивидуальная изменчивость может послужить материалом для эволюции. Между тем характер элиминации зависит от пищевых взаимосвязей. Для низших звеньев пищевых рядов истребляемость всегда выше и имеет в значительной мере случайный характер. Для организмов, занимающих высшие звенья, преобладает избирательная элиминация, в особенности для относительно хорошо защищенных, но именно активных организмов. В этих случаях эффективность естественного отбора возрастает и становятся возможными более быстрые темпы эволюции [Шмальгаузен, 1943, 1946]. Эффективность отбора возрастает и с увеличением масштаба индивидуальной изменчивости. Между тем изменчивость некоторых организмов, главным образом специализированных, оказывается очень низкой. Некоторые авторы полагают, что она закономерно сокращается по мере развития и специализации отдельных филогенетических ветвей [Rosa, 1903]. По-видимому, это верно. Не следует, однако, думать, что именно сокращение изменчивости ведет к замедлению темпов их эволюции. Экспериментальные данные и примеры наших домашних животных и культивируемых растений показывают, что в известных условиях индивидуальная изменчивость может возрастать.

Сама изменчивость является предметом отбора и меняется в процессе эволюции. По мере возрастающей точности адаптации у специализированных организмов всякое отклонение от нормы становится все более неблагоприятным. Элиминация отклонений означает усиление естественного отбора в его стаби-

лизирующей форме. Оно ведет к сокращению изменчивости, а следовательно, и к утрате эволюционной пластичности (иммобилизация). Несомненно, что именно непрерывное действие стабилизирующей формы естественного отбора поддерживает поражающее нас постоянство некоторых «консервативных» видов организмов, в течение многих миллионов лет занимающих одну и ту же экологическую нишу. Такое сокращение изменчивости, однако, — процесс обратимый. Если приспособленность организма вследствие изменения обстановки теряется, то и действие стабилизирующего отбора ослабляется и начинается более свободное накопление мутаций. В процессе этого накопления и комбинирования мутаций изменчивость популяции непрерывно возрастает до тех пор, пока ведущая форма отбора не приведет к новому положению более или менее совершенной адаптации. Можно определенно сказать, что недостаток изменчивости сам по себе не кладет предела эволюционным изменениям и их темпам, хотя в известных сочетаниях с медленной сменой поколений и может привести к отставанию от темпа изменений, конкурирующих с ними менее специализированных и, следовательно, более пластичных форм. Большое значение имеют также абсолютное количество возникающих изменений, возможные темпы их накопления, свобода их комбинирования и испытания в разнообразнейших условиях существования. Эти вопросы не могут быть здесь освещены в достаточной мере (подробнее см. Шмальгаузен, 1946). Однако вытекающие отсюда закономерности, выражающиеся в распределении темпов эволюции большого масштаба, могут быть показаны на вполне конкретном материале.

Мы отмечали, что некоторые организмы, попадавшие на океанических островах или в водоемах тектонического происхождения в благоприятные условия существования, давали очень быструю и богатую радиацию новых форм (эндемики Гавайских островов, восточноафриканских озер, Байкала). Из этого, однако, не следует, что именно изоляция этих форм от материковой фауны определила их быструю эволюцию. Наоборот, как правило, изоляция не способствует прогрессивной эволюции большого масштаба, и все изолированные флоры и фауны имеют обычно более или менее ярко выраженный реликтовый характер. В сухопутной фауне возникновение и прогрессивная эволюция новых форм были неизменно связаны с большими пространствами суши. Эволюция высших позвоночных и в особенности плацентных млекопитающих протекала в основном на колоссальных пространствах суши северного полушария (Arctogeia), включающих Евразию, Африку и Сев. Америку. Именно здесь развились и до сих пор распространены все высшие формы млекопитающих, Южноамериканский континент, заселенный фауной того же происхождения, оказался значительно ме-

нее благоприятным для прогрессивной эволюции. Несмотря на весьма богатую в некоторых группах дивергенцию форм (например, многочисленные колибри, попугаи, ревуны и игрунки), фауна в целом имеет весьма отсталый характер. Из копытных здесь распространены лишь более примитивные формы, тапиры, ламы и пеккари; из приматов — лишь широконосые обезьяны; из птиц — интересны относительно весьма примитивные тинаму. В Южной Америке сохранились также некоторые сумчатые (*Didelphyidae* и *Caenolestes*), которые на Евразийском континенте давно вытеснены плацентными млекопитающими. Еще более отсталый характер носит фауна небольшого и издавна изолированного материка — Австралии (и прилегающих островов). Отсутствие плацентных млекопитающих (за исключением завезенных сюда человеком мышей, собак и свиней, а также занесенных по воздуху рукокрылых), огромное разнообразие сумчатых и наличие клоачных — ехидны и утконоса — придают этой фауне особенно архаический характер. Реликты мезозоя — двоякодышащая рыба *Ceratodus* и примитивнейшая из современных рептилий — гаттерия (*Sphenodon*) дополняют эту картину общей отсталости. Очень показательно также сравнение фаун Мадагаскара и Африканского материка. Поскольку этот остров имеет материковое происхождение, он заселен африканской фауной. Однако обособление острова произошло давно, и его фауна значительно отстала в своей эволюции от материковой фауны. Несмотря на огромное разнообразие некоторых форм, испытавших здесь богатейшую радиацию (например, многочисленные эндемичные хамелеоны и лемуры), наблюдается отсутствие большинства высших млекопитающих, характерных для Африки, и сохранение ряда весьма примитивных реликтов. На Мадагаскаре нет крупных африканских копытных, нет высших хищных и нет настоящих обезьян. Из хищных имеются лишь более примитивные виверры и из приматов — множество разнообразных полуобезьян (из них 4 эндемичных семейства). Интересно, что здесь же сохранились наиболее примитивные из современных насекомоядных — тенреки (*Centetes* и *Hemicentetes*). Фауны малых и в особенности океанических островов, нередко обладающие большим разнообразием эндемичных видов, никогда не содержат каких-либо прогрессивных форм и в целом оказываются также весьма консервативными.

Те же закономерности наблюдаются в водной фауне (Я. А. Бирштейн). Почти все многообразие водных организмов возникло в безграничных просторах океанов, главным образом в их литоральной зоне. Небольшие и недолговечные (в масштабах геологического времени) пресноводные бассейны обладают отсталой фауной и служат нередко убежищем для устаревших форм организации. В пресной воде сохранились примитивнейшие ракообразные, известные частично еще с палеозоя — жаб-

роног (*Branchipus*), щитень (*Apus sancriformis*) и ракушковые рачки. Из рыб там обитают многие пережитки мезозоя: осетровые, лопатоносы и скафирины; двоякодышащие рыбы, костные: ильная рыба *Amia calva* и панцирная щука *Lepidosteus* и, наконец, совершенно архаический многопер *Polypterus*. В пресной же воде сохранились и современные представители древнейших наземных позвоночных: крокодилы и большинство черепах, мало изменивших свою организацию с начала мезозоя. Однако и обособленные водоемы морского происхождения обладают отсталой фауной. Так, население Каспийского и Аральского морей имеет в целом реликтовый характер (Я. А. Бирштейн). Естественно, что изоляция водных организмов в небольших водоемах с очень простыми условиями существования, как, например, в пещерах, в подпочвенных водах еще менее способствует прогрессивной эволюции. Троглобионты, обнаруживая известные признаки регресса, имеют в целом характер реликтов, нашедших здесь свое последнее убежище (Я. А. Бирштейн).

Все сказанное показывает правильность выводов Дарвина о том, что широкие пространства и возможное разнообразие условий существования создают наиболее благоприятные предпосылки для быстрой прогрессивной эволюции. Бóльшая общая численность населения отдельных видов и их разбивка на многие популяции содействуют бóльшим масштабам накопления и комбинирования мутаций. Богатство и разнообразие жизненных ресурсов, сложность взаимоотношений между различными организмами, активная межвидовая «борьба» с постоянным соревнованием новых форм жизни и постоянными попытками использования новых возможностей поддерживают интенсивную жизнь и размножение, обеспечивая эффективность отбора и высокие темпы прогрессивной эволюции.

7. Неограниченность эволюции

Закон необратимости эволюции нередко связывают с представлениями об ограниченности эволюционного процесса. Это было высказано и самим Л. Долло, указывавшим, что эволюция ограничена известными пределами: «Эволюция прерывиста, необратима, ограничена». В основании этих представлений лежат те же факты, которые были использованы различными авторами для проведения аналогии между историей развития отдельных филогенетических ветвей и развитием отдельной особи. Ограниченность существования филогенетических ветвей во времени связывают обычно с их прогрессивной специализацией (Эд. Коп), которая ведет к «прогрессивной редукции изменчивости» (Д. Роза). Согласно этой точке зрения, собственно вся жизнь идет по пути к **вымиранию**, но только в разных ее ветвях с разной скоростью. Конечно, не подлежит никакому сомнению, что

большинство филогенетических ветвей имеет ограниченное существование и, в особенности, это касается форм, связанных с весьма специальными условиями существования. Это, однако, еще ничего не говорит о причинах их вымирания.

Индивидуальная смерть обусловлена внутренними причинами, заложенными в самих основах жизненного процесса. Странно было бы приписывать и вымирание видов только внутренним причинам, так как в данном случае мы не имеем никаких данных в пользу существования такой предопределенности. Наоборот, мы видим исключительно большие различия в длительности геологической жизни отдельных форм. Мы знаем чехотных фораминифер, плеченогих, пластинчатожаберных моллюсков и даже членистоногих (из остракод, усоногих раков), которые дожили от кембрия и силура до наших дней почти без изменения. С другой стороны, некоторые формы развивались и вымирали чрезвычайно быстро, достигая, однако, перед этим исключительного расцвета (многие трилобиты, из моллюсков Rudistae, многие ветви наutilus и аммонитов, особенно климений). Мы не можем указать причин такой различной судьбы ветвей животного (и растительного) царства. Нельзя объяснить это все внутренними факторами или даже только специализацией, так как это не дает настоящего разрешения вопроса. При неопределенности биологических понятий очень легко рассматривать просто все отмирающие формы как специализированные, и тогда специализация явно окажется «причиной» вымирания. Нет оснований говорить и о «прогрессивной редукции изменчивости». Конечно, вымирающая форма перестает давать новые ветви, так как иначе она не была бы вымирающей. Здесь перед нами тот же логический круг, как и при объяснении вымирания специализацией. Между тем Д. Роза строит свои доказательства существования редукции изменчивости именно на уменьшении разнообразия форм (видов, разновидностей). Собственно явления индивидуальной изменчивости вовсе не обязательно «редуцированы» у форм, находящихся на пути к вымиранию. Даже наоборот, О. Абель и К. Бойрлен считают увеличение индивидуальной изменчивости признаком дегенерации, ведущей к вымиранию, а Абель видит подготовку к этому как раз в расцвете известной формы, связанном с оптимальными условиями существования. Снижение борьбы за существование ведет будто бы к выживанию множества «неполноценных» особей и накоплению дегенеративных изменений морфологического и физиологического характера. При изменении условий существования такая ослабленная форма легко гибнет от катастрофически возросшей смертности. О. Абель ссылается при этом на дегенеративные и патологические изменения в скелете пещерного медведя перед его вымиранием, изученные на материалах, добытых в «драконовой» пещере у Микснитца (Штейермарк).

Бойрлен отмечает те же явления и говорит о неопределенности и «одичании» форм, предшествующих вымиранию.

Эти факты совершенно определенно свидетельствуют, что не существует особых внутренних факторов, ограничивающих изменчивость и эволюцию филогенетических ветвей. Масштаб индивидуальной изменчивости не падает, а иногда даже возрастает. Это указывает на наличие основных внутренних предпосылок для эволюции. Обострение борьбы за существование могло бы в таких случаях быстро привести к устранению всех патологических изменений. Последние являются, очевидно, результатом условий существования, которые организмом не могут быть изменены. Специализация не сама по себе является причиной вымирания, а лишь специальная ограниченность условий среды ставит организм перед опасностью вымирания в случае быстрого изменения этих условий, так как специализированный организм не может выйти за пределы своей специальной среды.

Только учет взаимоотношений организма со средой, согласно дарвиновскому пониманию эволюции, может нам помочь разобраться в достаточно сложной проблеме вымирания целых филогенетических ветвей. Не может быть и речи о внутренних факторах развития, с неизбежностью ведущих к вымиранию. Точно так же недостаточно для этого одних только внешних факторов. Какое большое значение мы бы ни придавали изменениям в распределении суши и моря, процессам горообразования и изменениям климата на грани геологических периодов, а также связанным с этим изменениям в распределении растительных, а следовательно, и животных организмов, и они не могут рассматриваться как общая причина вымирания. Мы не отрицаем значения внешних факторов в этом процессе, но отмечаем, что эти изменения не имели характера катастроф, уничтожающих всю жизнь — в то время как одни формы вымирали, другие изменялись и шли по пути расцвета. Следовательно, дело не в одних внешних факторах, но и в самих организмах. Как отмечается некоторыми дарвинистами, вымирание есть результат гибели в борьбе за существование. В таком случае нас тем более интересует другой вопрос: почему некоторые виды не гибнут в этой борьбе, а прогрессивно развиваются и достигают высших форм жизни?

К проблеме вымирания мы еще вернемся в дальнейшем. Здесь же мы лишь ставим вопрос, можно ли из несомненных фактов отмирания бесчисленных филогенетических ветвей сделать вывод об ограниченности эволюционного процесса. Мы видели, что различные ветви, частью даже весьма специализированные, обладают весьма различной и иногда исключительно большой длительностью существования. Среди многих ветвей действительно идущих по пути к вымиранию, встречаются все же отдельные ветви, дающие все новые формы. Наряду с явле-

ниями угасания жизни мы повсюду видим и подъем к новому расцвету. У нас нет никаких данных, указывающих на то, что эволюция в целом идет к какому-то концу. Наоборот, непрерывно возникающие новые, в общем, более совершенные формы вытесняют устаревшие, уже отжившие. Именно в этом устранении менее совершенных форм мы и видим условие для возможности расцвета новых, более высоко стоящих форм. Только ценой уничтожения многочисленных филогенетических ветвей, отстающих в своем развитии от все возрастающих требований среды, достигается возможность выдвижения более дифференцированных, более активных и более экономичных форм жизни. Неизбежная ограниченность эволюции многих филогенетических ветвей, выражающаяся в ограниченном формообразовании, в ограничении распространения в пространстве и во времени, является вместе с тем условием для неограниченной эволюции всего мира организмов, идущих ко все более высоким формам жизни.

Глава V

АДАПТАЦИОМОРФОЗ И ЕГО ФОРМЫ

Мы уже частично разбирали вопрос об адаптации организмов к внешней среде и пришли к выводу, что в результате исторического развития живых существ вся их организация оказывается в сущности глубоко адаптивной. Не являются непосредственно приспособительными лишь некоторые более поверхностные признаки преходящего (в истории организма) значения, т. е. некоторые видовые и подвидовые различия.

В рассмотрении явлений приспособления мы подходили к ним с обычных, несколько упрощенных точек зрения. Теперь нам надлежит подвергнуть вопрос о приспособительной эволюции более глубокой разработке. Важно уточнить, прежде всего, наше понимание процесса приспособления организма к окружающей среде. Совершенно неприспособленных видов организмов вообще не существует. Известная степень приспособленности есть одна из неотъемлемых характеристик жизни, и мерилом этой приспособленности является лишь жизнеспособность организма в данных условиях. Отдельные особи какого-либо вида организмов, конечно, могут быть неприспособленными, но тогда они устраняются от размножения как нежизнеспособные. Размножаются лишь приспособленные особи, и лишь они характеризуют данный вид организмов. В непрерывном процессе изменения окружающей среды и приспособления организмы непре-

рывно меняются — одни из них теряют свое значение и исчезают, другие возникают вновь и приобретают значение его специфических признаков. В основном мы наблюдаем, следовательно, лишь непрерывную смену приспособлений — «адаптациоморфоз». Это, конечно, не значит, что мы не можем говорить о возникновении частных приспособлений (адаптациогенез) и о их прогрессивном развитии. Однако и первичные формы жизни были до известной степени приспособлены (поскольку и они жили). Эта приспособленность имела в самом начале совершенно элементарный характер и мало отличалась, например, от «приспособленности» реки к ее берегам. Если первичные организмы имели в высшей степени простое строение, то и среда, в которой они тогда обитали, была для них исключительно простой, не только вследствие реальной, т. е. объективной простоты биотической обстановки, но и вследствие очень простых соотношений между организмом и средой. Организм сам по себе был простым, и благодаря этому связи его с внешней средой не были дифференцированы. Именно для этого простого организма и среда была очень простой. Но этим условиям существования организм вполне удовлетворял своим строением, своими реакциями, т. е. он был всегда приспособлен к той среде, в которой он обитал. Если же эта среда изменялась, то организм либо изменялся соответственным образом, либо оказывался в этой среде нежизнеспособным и вымирал.

Роль организма в этих изменениях может быть различной. Изменение среды обитания может наступить в результате активной миграции самого организма. Однако среда может изменяться в том случае, если организм остается на месте своего прежнего обитания. Изменение среды не означает, конечно, только изменение физических условий жизни. Наоборот, гораздо важнее те организмы, которые находятся в этой среде и вступают в известные отношения друг с другом. Наконец, и всякое изменение строения и функций самого организма изменяет для него окружающую среду, так как организм входит в иные соотношения с нею, сталкивается с иными факторами среды, иначе на них реагирует.

В процессе эволюции живых организмов прогрессивная их дифференциация сопровождалась непрерывным усложнением взаимоотношений между организмом и средой. Организм вступает в связь со все новыми сторонами этой среды. Поэтому среда становится для организма (т. е. субъективно) все более сложной. Но, кроме того, с прогрессивной дифференциацией все новых форм жизни эта среда (главным образом, в биотической ее части) становится и объективно все более сложной. Смена приспособлений, т. е. адаптациоморфоз, протекает по мере прогрессивной эволюции на все более высоком уровне адаптации. При этом непрерывно возникают и совершенно новые приспособ-

собления («адаптациогенез») как результат освоения организмом новых для него сторон внешней среды.

Если мы учтем эту взаимную обусловленность изменений организма и среды в их историческом развитии, то мы должны и всю проблему адаптации рассматривать в несколько ином освещении, чем это делается обычно. Мы будем теперь говорить не столько о возникновении приспособлений (адаптациогенез), сколько об их преобразовании (адаптациоморфоз) в связи с изменениями внешней среды. С этой точки зрения мы можем различать типичные пути адаптивных преобразований, поскольку они зависят и характеризуются определенными направлениями изменений в соотношениях между организмом и средой. А. Н. Северцов [1925, 1934] различал следующие главные направления эволюции (биологического прогресса): 1) ароморфозы, т. е. приспособительные изменения, при которых общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков повышается; 2) идиоадаптации, т. е. приспособительные изменения, при которых общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков не повышается, но и не понижается; 3) ценогенезы, т. е. приспособительные изменения зародышей (и личинок) животных, при которых общая энергия жизнедеятельности и строение взрослых потомков не изменяются, но возрастает число потомков; 4) общую дегенерацию, т. е. приспособительные изменения взрослых потомков, при которых общая энергия жизнедеятельности понижается.

В своей работе о значении корреляции в эволюции [Шмальгаузен, 1939, написана в 1934] я выделил следующие пути эволюционного процесса: 1) ароморфоз, или общее повышение организации, связанное с расширением среды, 2) алломорфоз, или приспособление к известным частным условиям среды, 3) катаморфоз — общая дегенерация, связанная с упрощением среды, 4) гипоморфоз — недоразвитие (неотения) и 5) гиперморфоз — переразвитие.

И. Поляков [1936] сделал подобную же попытку классификации приспособлений. Он различает: 1) широкие адаптации первого порядка, 2) широкие адаптации второго порядка, 3) узкие адаптации и 4) адаптивный фонд организма. Широкие адаптации первого порядка входят в характеристику ароморфоза в моем понимании. Широкие адаптации второго порядка входят частью в мои алломорфозы, частью в катаморфозы. Узкие адаптации характеризуют специализацию, или теломорфозы по моей номенклатуре. Для адаптивного фонда в моей классификации нет места, так как я рассматриваю формы приспособительной эволюции целых организмов, а не отдельные приспособления. Неприспособительный, или индифферентный, «фонд» может содержаться в организмах, развивающихся в различных направлениях. Наиболее богаты таким фондом «пластинчатые» орга-

низмы, идущие по пути ароморфоза и частью алломорфоза. Процесс вторичного возрастания адаптивного фона характерен для катаморфоза.

В настоящее время я считаю возможным выделить из алломорфоза более узкую специализацию — «теломорфоз» и, кроме того, выделить из ароморфоза его высшую форму — «эпиморфоз» (овладение средой). Наконец, недоразвитие, или гипоморфоз, я рассматриваю теперь как частную форму общей дегенерации, или катаморфоза. Таким образом, я различаю следующие формы адаптациоморфоза: 1) алломорфоз, или смену среды, при котором одни связи организма со средой заменяются другими, более или менее равноценными; 2) теломорфоз, или сужение среды, при котором связи организма со средой становятся более ограниченными, а организм более специализированным; 3) гиперморфоз — нарушение координации со средой вследствие быстрого изменения среды и переразвития самого организма; 4) катаморфоз — переход к более простым соотношениям со средой, связанным с дегенерацией или недоразвитием; 5) ароморфоз — расширение среды, связанное с повышением организации и жизнедеятельности, и, наконец, 6) эпиморфоз — овладение средой, ее подчинение потребностям организма, достигаемое им лишь на высших ступенях развития (у человека).

1. Алломорфоз

Под алломорфозом (понятие, близкое к идиоадаптации А. Н. Северцова) мы разумеем преобразование организма, связанное с некоторым изменением среды, при котором взаимоотношения организма с внешней средой сохраняют в общем прежний характер ограниченной адаптации. Это наиболее обычный тип эволюции, при котором организм не испытывает ни значительного усложнения организации, ни ее упрощения. Соответственно и энергия жизнедеятельности остается в основном на прежнем уровне. Одни органы дифференцируются далее, другие теряют свое значение и редуцируются.

Алломорфоз, как сказано, характеризуется приспособлением организма к изменяющейся среде. Организм получает в этом случае известные преимущества в борьбе за существование, но эти преимущества носят частный характер; они имеют силу лишь в несколько ограниченной среде. На первый план выдвигается приспособление организма и его частей к данной среде. Это отражается, прежде всего, на органах, более тесно связанных с теми или иными сторонами внешней среды, т. е. на органах «эктосоматических». Они изменяются в значительной мере независимо друг от друга, соответственно требованиям различных факторов внешней среды (пища, субстрат, температура, свет,

защита от хищников, условия питания, размножения и мн. др.). Конечно, все эти изменения в эктосоматических органах связаны и с соответственными изменениями эндосоматических органов, которые обнаруживают функциональную с ними взаимозависимость. Иными словами, здесь имеется налицо сложная система динамических координаций, меняющихся, в конце концов, всю организацию животного. Однако не эти изменения дают характерную окраску типично адаптивной эволюции. Для алломорфозов характерны сопряженные изменения отдельных органов, которые не обнаруживают какой-либо особо тесной топографической или функциональной зависимости друг от друга. Если эти изменения оказываются сопряженными, то это обусловлено тем, что разные органы изменяются соответственно некоему общему фактору внешней среды, определяющему оба или целый ряд этих изменений. Так, например, со способом передвижения в водной среде связаны согласованные изменения формы тела, расположения, формы и строения плавников у рыбы или у водного млекопитающего. Такого рода зависимости, устанавливаемые только через известные стороны внешней среды, мы называли биологическими координациями, и не подлежит сомнению, что как раз эти формы зависимостей дают тон приспособительной эволюции в узком смысле этого слова (т. е. при алломорфозах и теломорфозах). Зависимость между определенной внешней средой и целыми комплексами приспособительных изменений настолько характерна для различных животных, что это не могло не быть замечено и уже привело к разработке учения о «типах приспособления». Здесь мы чаще встречаемся, однако, с явлениями специализации, к рассмотрению которых мы переходим в следующем разделе, посвященном теломорфозу.

Наиболее ярко выражаются алломорфные преобразования в тех случаях, когда изменение среды является очень резким, например при переходе от нектонного образа жизни к донному, при замене водной среды воздушной, при переходе от беганья к лазанью или далее — от лазанья к летанию, при переходе от наземной жизни к частично подземной или к водной и т. п.

Конкретные примеры я приведу из области зоологии позвоночных, так как этот материал мне более знаком, к тому же филогения позвоночных более изучена. Скаты произошли, несомненно, от акулообразных селахий, ведших сначала нектонный образ жизни и перешедших затем к донному существованию. В связи с этим у них изменилась общая форма тела, произошло значительное его расширение и уплощение. Увеличение вредного сопротивления воды, связанное с изменением формы тела, привело к развитию иного способа передвижения, при котором использовалась именно эта увеличенная горизонтальная поверхность, образовавшаяся за счет разрастания вширь грудных плавников. Хвост как орган движения редуцировался, пе-

ремещение стало достигаться путем своеобразных волнообразных движений грудных плавников. Брызгальца, служащие для всасывания дыхательного тока воды, переместились на верхнюю поверхность головы, а жаберные щели, через которые вода выбрасывается наружу, переместились на нижнюю поверхность. Питание более твердой пищей привело к развитию (и в свою очередь обусловлено) плоской дробящей формы зубов. Малая подвижность организма, лежащего обычно на дне, сделала его более уязвимым для хищников. В связи с этим развились средства пассивной и активной защиты: покровительственная окраска, крупные чешуи с шипами, хвостовые иглы или, иногда, электрические органы. Произошел целый ряд весьма глубоких преобразований характера приспособления к новым условиям жизни. Общая организация при этом не усложнилась и не упростилась.

При переходе предков наземных позвоночных от водной жизни к жизни на суше произошел целый ряд глубочайших перестроек всей организации. Исходные формы обладали всеми признаками примитивной кистеперой рыбы. У них имелся в значительной мере окостеневший скелет, с черепом, прикрытым сплошным панцирем из кожных костей. Были две пары довольно подвижных плавников с хорошо расчлененным скелетом и дифференцированной мускулатурой (лопастная форма плавников). Были и непарные плавники — два спинных, анальный и хвостовой. Имелся хорошо развитый жаберный аппарат с богато расчлененным внутренним скелетом и жаберной крышкой. Челюсти соединялись с черепом посредством гиомандибулярного подвеса. Поверхность тела была защищена сплошным панцирем из кожных чешуй циклоидной формы. В качестве добавочных органов дыхания у этих рыб имелись и легкие со своим особым кровообращением. При выходе на сушу эти животные ползали на своих плавниках и дышали легкими. Переход в новую, воздушную среду был связан с прогрессивным развитием легких и утратой жабер. Прогрессивное расчленение скелета парных плавников и преобразование их в пятипалые конечности, служащие для хождения на суше, сопровождалось редукцией хвостового и других непарных плавников как органов движения в водной среде. С утратой дыхательной функции, связанной с характерными движениями висцерального скелета, уменьшилась подвижность последнего, жаберный скелет редуцировался, а гиомандибулярный подвесок потерял свое значение. Челюсти получили свое собственное, неподвижное прикрепление к черепной коробке (аутостилии), а подвесок частично редуцировался и приобрел новую функцию передачи звуковых колебаний воздушной среды от барабанной перепонки (первоначально, вероятно, от жаберной крышки) к внутреннему уху. Произошла частичная редукция костного скелета, и, во всяком

случае, редуцировался панцирь из кожных чешуй. Этим было достигнуто уменьшение веса тела в воздухе, что способствовало развитию большей подвижности животного на суше. Тому же содействовало и прогрессивное развитие конечностей, получивших более значительную опору на поясах, в особенности в связи с развитием грудины и крестца. Редукция покровных костей плечевого пояса, связанных с покровными костями черепа, привела к обособлению шеи и выработке подлинности головы. Прогрессивное развитие легких привело к дальнейшему обособлению легочного круга кровообращения, разделению камер сердца и преобразованию всей артериальной, а частью и венозной системы.

Мы видим, что переход позвоночных от водной жизни к наземной сопровождался целым рядом глубочайших преобразований их органов, однако мы не можем сказать, что у амфибий произошло сколько-нибудь заметное общее повышение организации. Целый ряд органов развивался прогрессивно, соответственно требованиям новой, наземной жизни в воздушной среде. В то же время другие органы, приспособленные к функциям, связанным с водной средой, утеряли свое значение и редуцировались. Общий жизненный уровень первых наземных позвоночных ничем не был выше жизненного уровня тех рыб, от которых они произошли. Вероятно, их активность была даже несколько ниже, что, ввиду благоприятных условий питания наземных беспозвоночными и отсутствию иных конкурентов, не мешало их процветанию.

Первые наземные позвоночные широко расселились на суше и с увеличением конкуренции между ними дифференцировались далее на множество форм, приспособленных к различным частным условиям существования. Амфибии сохранили еще связь с водой, по крайней мере в процессах размножения. Рептилии стали вполне сухопутными животными. Первичные формы ходили или, точнее, ползали по земле. От них произошли формы, приспособившиеся к быстрому бегу, к скаканию, лазанию на деревьях и даже летанию, к змееобразному ползанию, формы, зарывавшиеся в землю, и формы, вернувшиеся к жизни в воде. При переходе животных к быстрому бегу усиливались конечности и их пояса, туловище становилось более коротким и поворотливым (териодонты). У скачущих форм особенно удлинялись задние конечности, и в них прогрессивно развивалась плюсна; усиливался крестец (некоторые псевдозухии и динозавры). У лазающих форм сверх того удлинялись конечности, а пальцы противопоставлялись таким образом, что могли охватывать ветви деревьев. На пальцах сильно развивались когти или иногда присоски (гекконы). При переходе к змееобразному ползанию тело значительно удлинялось, конечности редуцировались. Во всех этих случаях происходили значительные

перестройки организации, без особого, однако, ее усложнения. Еще более значительны были преобразования при переходе лазающих форм к летанию и при переходе ползающих рептилий к плаванию в воде.

Приспособление к водной жизни сопровождалось преобразованием парных конечностей в плавникообразные ласты, которые достигали у плезиозавров относительно огромных размеров. У ихтиозавров в качестве органа движения развился хвостовой плавник и тело приняло веретенообразную форму. Другие водные рептилии получили длинную змееобразную форму. Во всех этих случаях приспособление к плаванию осуществлялось различными путями. Часть эктосоматических органов преобразовывалась особенно значительно (органы движения), другие изменялись в меньшей мере, но общая организация рептилий не повышалась, хотя и не подвергалась заметным регрессивным изменениям.

То же самое можно сказать об эволюции различных групп млекопитающих. Возникнув (путем ароморфоза) из некоторых более активных рептилий (териодонтов) в качестве небольших подвижных насекомоядных форм, они приспособлялись затем к самому различному образу жизни. Живя в разной обстановке и питаясь различной пищей, они дифференцировались в различных направлениях, в особенности по строению конечностей и зубной системы. У растительноядных форм усложняется строение тупобугорчатых и складчатых зубов, увеличиваются их размеры и особенно высота коронки, усложняется строение кишечника, вырабатываются средства пассивной и активной защиты от хищников. У хищных развиваются большие клыки и режущие коренные зубы, когти как орудия нападения, а также органы чувств и повадки, позволяющие им выслеживать добычу. У различных млекопитающих своеобразно преобразуются конечности, служащие для бега, или для рытья земли, или для лазания по деревьям, или для летания, или, наконец, для плавания. Конечно, эти преобразования связаны и с целым рядом других изменений, иногда весьма значительных. Китообразные представляют собой в высшей степени измененных млекопитающих, но нельзя сказать, что они дифференцированы выше или, наоборот, заметно деградировали. Частичные явления редукции, как, например, редукция волосяного покрова или редукция задних конечностей, компенсируются прогрессивным развитием других образований — слоя подкожного жира и хвостового плавника. То же самое можно было бы сказать и о летающих млекопитающих — рукокрылых. Обособившись от каких-то лазающих насекомоядных, они и сохранили естественно все основные черты организации своих предков, но в сильно преобразованном виде. Прежде всего, это касается общей формы тела и передних конечностей с длинными пальцами и боль-

шой складкой кожи между ними. Эти передние конечности образуют крылья. Рукокрылые преобразовались значительно и весьма своеобразно. Однако вся их организация не поднялась на какую-либо высшую степень: они лишь приспособились к передвижению в воздушной среде и к ловле насекомых на лету (часть рукокрылых перешла затем на питание плодами).

Несколько иначе происходило приспособление рептилий к летанию. Оно осуществлялось в их истории дважды — при развитии птерозавров и при возникновении птиц. И те и другие произошли от лазающих псевдозухий. Во всей организации птерозавров и птиц отражено их глубокое приспособление к передвижению в воздухе.

Развитие больших крыльев с мощной мускулатурой, требовавшей более солидной опоры на грудной клетке, связано с прогрессивным развитием грудины, более прочным соединением ребер, сокращением подвижности позвоночника в грудной области. Задние конечности, поддерживающие все тело при передвижении на суше, получили более прочную опору на позвоночнике благодаря развитию сложного крестца. Вес скелета облегчался благодаря пневматизации костей. Развились длинная подвижная шея и клюв для ловли насекомых на лету. Одним словом, произошел ряд крупнейших преобразований всей организации в связи с приспособлением животного к летанию. Вместе с тем большая трата энергии, связанная с передвижением в воздухе, потребовала увеличения газообмена, т. е. прогрессивного развития легких и органов кровообращения, а следовательно, и интенсификации обмена веществ. Весьма возможно, что эти изменения были подготовлены еще у бегавших, скакавших и лазающих предков птерозавров и птиц, именно — у псевдозухий. Во всяком случае, эти изменения указывают уже на преобладание процессов прогрессивной эволюции, поднимающих организацию на высшую ступень. В особенности это нужно сказать о птицах, которые, благодаря приобретению легкого покрова из перьев, сократили свою теплоотдачу, что способствовало поддержанию высокой температуры тела даже при низких температурах окружающей среды. Это давало им большие преимущества в борьбе за существование с рептилиями (в том числе с птерозаврами) и поднимало на значительно более высокий уровень общей жизнедеятельности. Такие преобразования мы обозначаем, вместе с А. Н. Северцовым, как ароморфоз. Следовательно, отчасти у птерозавров, а в особенности у птиц, происходит наряду с алломорфными преобразованиями всей организации (частично и с явлениями теломорфоза, т. е. специализации) также и общий подъем на высшую ступень организации, т. е. ароморфоз.

Алломорфные изменения не ограничиваются какой-либо одной фазой жизни. Как и всегда, эволюирует весь онтогенез,

и организм перестраивается в процессе приспособления к новой среде на всех стадиях своего развития. Поэтому изменяется не только организация взрослого организма соответственно той среде, в какой он находится, но и организация зародыша, личинки и молодого животного подвергается приспособительным изменениям. Последние определяются (для каждой стадии развития!) конкретными соотношениями развивающегося организма с той специфической средой, в которой он развивается. Такие приспособительные изменения называют обычно ценогенезами. Сюда входят приспособления эмбриона — эмбриоадаптация, личиночные приспособления и приспособления молодежи. В качестве примеров эмбриоадаптации можно привести приспособления для питания зародыша желтком (желточный мешок с его сосудами), для его дыхания и защиты (зародышевые оболочки амниот), для питания за счет матери (плацента), приспособления для прорезывания скорлупы яйца при вылуплении (яйцевой зуб) и т. п. В качестве примеров личиночных приспособлений можно привести личиночные наружные жабры некоторых рыб (кистеперых и двудышащих) и амфибий, присоски и роговые зубы личинок бесхвостых амфибий и мн. др. Все эти преобразования связаны со сменой среды обитания и должны обозначаться как алломорфозы. Впрочем, и здесь возможны образования переходного характера. Так, приобретение рептилиями зародышевых оболочек позволило им расширить места обитания почти на всю сушу, т. е. значительно расширило для них внешнюю среду, пригодную для жизни. Поэтому приобретение зародышевых оболочек может быть отнесено к явлениям ароморфоза, сопровождающего вообще происхождение рептилий от примитивных стегоцефалов.

Как видно на наших примерах, не всегда можно дать совершенно объективную и простую характеристику путей эволюции. В конкретной эволюции всегда переплетаются явления прогрессивного и регрессивного развития, и нельзя говорить ни об абсолютном прогрессе, ни об абсолютном регрессе, и точно также нельзя провести резкой грани между явлениями алломорфоза, теломорфоза и ароморфоза. Приспособление к жизни в воде или к летанию в воздухе, а еще более — приспособление к подземной жизни представляет в некоторых отношениях ограничение условий существования известными пределами и могут истолковываться не только как алломорфоз, но частью и как специализация, к рассмотрению которой мы теперь переходим.

В заключение отметим лишь, что мы не имеем никаких данных, которые позволили бы нам предполагать, что эволюция путем алломорфозов ограничена какими-либо пределами. Одни алломорфные изменения могут, очевидно, неограниченное число раз заменяться другими. При этом одни адаптации преоб-

разуются соответственно требованиям данной среды, другие возникают вновь, а третьи, утратив в новой среде свое значение, исчезают бесследно.

2. Теломорфоз

Теломорфозом мы называем специализацию организма, связанную с переходом от общей среды к частной, более ограниченной. Если водное животное, например рыба, ограничивает место своего пребывания коралловыми рифами, то это мы можем обозначить уже как известную специализацию. Если наземное, хотя бы и роющее, позвоночное меняет свой образ жизни на вполне подземный (гимнофионы из амфибий, амфисбены из рептилий, кроты из млекопитающих), то это означает ограничение среды обитания и сопровождается значительной специализацией. Если, наконец, животное переходит на весьма ограниченный род питания, то это также означает для него ограничение внешней среды и сопровождается известной специализацией. Под последней мы разумеем одностороннее развитие некоторых органов при частичной редукции других. В общем, организация испытывает нередко упрощение (регресс), останавливается часто на довольно примитивном уровне и, во всяком случае, не развивается дальше по пути прогрессивной дифференциации.

В качестве примеров специализированных позвоночных можно привести следующие. Наиболее примитивные из современных позвоночных — миноги — остановились на очень низкой ступени организации, частично испытали регрессивное развитие, но в основном представляют яркий пример специализации, именно — результат приспособления к своеобразному полупаразитическому питанию. Миноги присасываются к рыбам, прогрызают их кожу и высасывают затем измельченные мышцы с кровью и тканевыми соками. Соответственно у них односторонне развит губной сосательный аппарат, развившийся из передних отделов висцерального скелета с его мускулатурой. Из органов чувств хорошо развит только орган обоняния; органы слуха и зрения редуцируются. Миксины еще более специализированы: у них губной аппарат развит еще выше, сильно развит и орган обоняния, но скелет значительно редуцирован. Из акул обращает на себя особое внимание своей своеобразной специализацией ископаемая *Helicorion*, у которой имелся (по-видимому, на спине) зубной аппарат в виде большой спирально завернутой складки. Мы, к сожалению, не знаем биологии этой акулы и не можем точно судить о применении этого аппарата в жизни (очевидно, особое орудие нападения). Из современных хрящевых рыб специализированными оказываются химеры. По образу жизни они являются донными, довольно глубоковод-

ными рыбами, питающимися моллюсками и ракообразными. Соответственно роду питания очень твердой пищей у них весьма специализировался челюстной аппарат: зубы представляют большие дробящие пластинки, а короткие челюсти прочно укреплены на черепе (верхняя челюсть вполне срастается с черепной коробкой). Весьма специализированными рыбами являются двудышащие. Сохраняя во многом примитивное строение своих предков — кистеперых рыб — и обнаруживая также некоторые черты прогрессивной дифференцировки (в нервной и кровеносной системах), а частью и редукции (в костном скелете), они в своем зубном аппарате показывают пример крайне одностороннего развития: зубы слились в большие пластинки сложного строения, лежащие по внутреннему краю нижней челюсти и на нёбе. Двудышащие питаются водорослями и сидящими на них моллюсками, и их челюсти прочно укреплены на черепе. Многие представители костистых рыб также оказываются в тех или иных отношениях крайне специализированными.

Из амфибий сильно специализированы гимнофионы. Они имеют червеобразную форму тела и ведут подземный роющий образ жизни. Конечности у них исчезли, и глаза также редуцированы. Вместо последних у гимнофионов развились своеобразные щупальцы. Можно указать очень много весьма специализированных форм рептилий (в том числе и роющих), особенно среди ископаемых их представителей. Остановимся на одном примере — на хамелеонах, которые живут в очень своеобразной обстановке — исключительно на тонких ветвях тропических деревьев. Вся их организация прекрасно приспособлена именно к этой жизненной среде. Конечности длинные, с хватательными лапками, в которых два пальца противопоставлены трем другим. Хвост цепкий. Движения очень плавные, глаза свободно вращаются во все стороны. Имеется длинный клейкий язык, который хамелеоны выбрасывают на расстояние, превышающее длину собственного тела. Покровительственная окраска хамелеона меняется в зависимости от цвета окружающей среды. Все это как нельзя лучше позволяет хамелеону охотиться за насекомыми в таких местах, которые совершенно недоступны для большинства других животных. Наряду с признаками строгой специализации хамелеоны сохраняют и некоторые примитивные черты, как, например, двояковыгнутую форму тел позвонков.

Среди птиц имеется также немало специализированных форм. Так, например, дятлы приспособились к своеобразному добыванию насекомых путем долбления коры деревьев. Соответственно у них специализированы конечности, приспособленные для лазания на стволах деревьев (два пальца противопоставлены двум другим), хвост при этом служит подпоркой. Клюв и череп прочно связаны; клюв прямой и широкий. Язык

длинный, червеобразный и далеко выдвигается благодаря сильному развитию рожков подъязычного аппарата. Весьма специализированы многочисленные колибри, обладающие в большинстве своеобразным полетом и связанные в своем питании с цветами, в которых они добывают насекомых, привлекаемых нектаром. Форма и длина клюва обычно ясно выражают приспособление к более частным формам питания. Специализированными формами являются также страусы, казуары и мн. др.

Из млекопитающих можно отметить ленивца, питающегося листьями на ветвях деревьев, муравьеда, связанного весьма ограниченным родом пищи, броненосцев и мн. др. Все они имеют весьма своеобразные черты, связанные с особенностями жизненной обстановки, но обладают наряду с этим примитивными чертами организации и характеризуются также некоторыми явлениями редукции. Одностороннее развитие некоторых органов высших млекопитающих нередко ясно указывает на крайние степени их специализации. Таковы, например, огромные клыки у вымершей саблезубой кошки (*Machairodus*, *Smilodon*) или колоссальные бивни некоторых слонов.

При теломорфозах, как и при алломорфозах, приспособление организма к измененной и ограниченной среде выражается, прежде всего, в известном комплексе эктосоматических органов, а следовательно и в эндосоматических органах. Происходит сложно координированная цепь изменений в строении всего организма. Для теломорфозов в особенности (еще более, чем для алломорфозов) характерны биологические координированные адаптации. В этом случае сопряженность изменений объясняется связанностью ряда органов с некоторыми общими факторами внешней среды. Так, например, с отсутствием света в среде обитания у пещерных животных связаны редукция органов зрения, исчезновение пигмента в коже и прогрессивное развитие органов осязания.

Целые комплексы биологических координаций характеризуют известные «типы приспособлений», или «жизненные формы». Такова, например, координация между приплюснутой формой тела, плоским брюхом, горизонтальным положением парных плавников и дорсальным положением глаз у бентонных рыб дорсовентрально уплощенного типа (скаты, лофииды) или координация между длинным змееобразным телом и редукцией парных плавников у угревидного типа. Таковы же координации между веретеновидной формой тела, коротким хвостом и положением спинного плавника у быстроплавающих нектонных позвоночных (акул, макрелей, ихтиозавров, дельфинов). Нектонные рыбы могут обладать и другими типичными формами — стреловидной, лентообразной. В данном случае можно было бы сделать вывод об отсутствии тесной связи со средой, так как, казалось бы, здесь в одной и той же среде развиваются разные

формы. В таком случае, и нельзя было бы говорить о них как о типах приспособления. Это неверно. Если мы говорим о нектонных формах (или о донных), то это не значит, что они живут в одной и той же среде. Более или менее сходной является для них неорганическое окружение морской воды. Я говорю: «более или менее», так как ясно, что при различных способах передвижения (веретеновидный, лентообразный и стреловидный типы) эта среда имеет разное значение. Еще более различным является, однако, биотическое окружение. Для каждой группы этих организмов (а строго говоря, и для каждого отдельного вида животных) характерны определенный род пищи и способ ее добывания, а вместе с тем и свой способ передвижения. Разными являются и условия размножения, и враги и т. д. Одним словом, каждый вид организмов живет в своей специальной среде, и не может быть двух различных видов, живущих в одной и той же среде (т. е. в одной и той же экологической нише). Если мы говорим здесь о «типах» приспособления, то мы имеем в виду некоторую типичную для них (т. е. обобщенную) внешнюю среду, которая для отдельных представителей «типа», конечно, несколько различна.

У наземных позвоночных также различают некоторые типы приспособления, характеризующиеся целыми комплексами типичных биологических координаций. Таковы, например, змееобразный тип змей и безногих ящериц, уплощенная форма ящериц — жителей песчаных пустынь, с расширенными пальцами (выступающие в виде щеточки чешуи или нечто вроде плавательной перепонки), некоторые формы древесных ящериц с хватательными лапами и сжатым с боков телом (особенно хамелеоны и некоторые агамы *Lyriocephalus scutatus*, *Gonyosephalus chameleontinus*; также некоторые игуаны). Другой тип приплюснутых лазающих форм с присосками на пальцах образуют гекконы и некоторые игуаны. Из птиц мы можем упомянуть типичных обитателей болот «голенастых» цапель, аистов, куликов, журавлей или степных бегающих страусов, нанду, эму, киви, к которым частично примыкают тинаму и многие куриные, или, например лазающих по стволам деревьев дятлов, поползней и т. п.

Очень ярко выражаются различные типы приспособления также у млекопитающих. Среди животных открытых степей можно отметить многочисленных копытных с целым комплексом характерных признаков (строение конечностей, копыта, рога, зубная система, кишечник). Особенно характерны приспособления у лазающих форм лесных млекопитающих, как ленивцы, муравьеды и особенно различные обезьяны с хватательными лапами и цепким хвостом. Большой комплекс биологических координаций характеризует различные кротообразные формы — обыкновенный крот (*Talpa*), златокрот (*Chrysochlo-*

ris), сумчатый крот (*Notoryctes*): череп расположен прямо на продолжении оси позвоночника; редукция органов зрения; срастание костей черепа; отсутствие боковых затылочных отростков; сращение обеих половин нижней челюсти; два гребня на лопатке, большие мускульные гребни на плечевой кости, на бедре, на большой берцовой кости и на груди; большой крестец из шести позвонков; короткие лопатообразные лапы; округлое вальковатое тело и др. Сложный комплекс подобных координаций характеризует скачущих грызунов: тушканчиков, прыгунов, долгоногов (*Pedetes*), насекомоядных прыгунчиков (*Mascoscelides*) и сумчатого тушканчика (*Antechinomys*); другой комплекс характеризует лесных планирующих млекопитающих: сумчатого летуна (*Petaurus*), шерстокрыла (*Galeopithecus*), белки-летяги (*Sciuropterus*).

Само собой разумеется, что со всеми такими приспособлениями, соединенными в целые биологически координированные комплексы, связаны, в свою очередь, и многие динамически координированные изменения. Так, например, развитие скакательной конечности у тушканчиков сопровождается весьма сложным комплексом изменений функционально связанных частей скелета конечностей, поясов конечностей, позвоночника, мускулатуры, органов кровообращения, нервов и т. д. То же самое касается роющей лапы крота, у которого развитие гребней на длинных костях конечностей, на лопатке и на груди определяется развитием соответствующих мышц. Таким образом, при теломорфозах, как и при алломорфозах, мы имеем всегда более или менее глубокие функционально согласованные преобразования частей и органов, т. е. обнаруживается сложная система динамических координаций. И, однако, как сказано, наиболее характерные изменения организации, дающие тон адаптивной (в узком смысле слова) эволюции животных, явно определяются внешней средой и оказываются связанными между собой только через эту среду. Такие согласованные изменения мы называем *биологическими координациями*. Именно эти биологически координированные комплексы изменений и характеризуют все упомянутые «типы приспособления» и особенно резко выражаются в теломорфозах.

Мы определили теломорфоз как специализацию организма, связанную с ограничением условий существования более узкими пределами. Естественно, что специализация выражается тем резче, чем своеобразнее эта ограниченная среда обитания. Специфическое развитие одних органов при этом нередко сопровождается редукцией других. Если же внешняя среда не только своеобразна, но и упрощена, то явления редукции сказываются еще более резко. Чем более простой становится среда для организма, тем более упрощается его организация. При переходе к жизни в крайне простых условиях существования орга-

низм подвергается весьма значительному регрессу, ведущему к почти общей дегенерации (катаморфоз).

Переход к глубоководной жизни означает известное упрощение условий существования. Постоянная температура воды, отсутствие света, а следовательно, и тех волн жизни, которые сопровождают периодические изменения температуры, условий освещения и т. д. в связи со сменой времен года и случайными колебаниями различных факторов,—все это делает жизнь в глубоких водах спокойной и однообразной. У глубоководных рыб замечаются нередко редукция органов зрения, редукция костного скелета и другие регрессивные явления. Несколько более ограниченными и простыми являются условия жизни в глубоких пещерах, поскольку здесь к постоянству физических и биотических условий добавляется их большая простота вследствие незначительного числа форм организмов, живущих в пещерах. Пещерные животные обычно слепы и лишены пигмента.

Еще более ограничиваются условия существования у животных, переходящих к сидячей жизни. Наконец, наиболее просты условия существования у паразитов и в особенности у эндопаразитов. Приспособление к одному определенному хозяину (или к отдельным хозяевам для разных стадий развития), т. е. к точно определенному и в высшей степени простому питанию, прикрепленная жизнь (перемещение возможно обычно лишь на известных стадиях развития), приводят к крайнему упрощению всей организации в целом.

При далеко зашедшем паразитизме прогрессивно развиваются лишь органы прикрепления и органы размножения. Последнее связано с гибелью огромного количества яиц и зародышей вследствие трудности нахождения адекватного хозяина. Специализация эндопаразитов связана, следовательно, с крайними проявлениями регрессивной эволюции.

Ведет ли, однако, специализация с внутренней неизбежностью к вымиранию, как это утверждали Э. Коп, Л. Долло, Д. Роза, Ш. Депере и мн. др.? Прежде всего, нужно отметить, что историческое существование специализированного организма естественно ограничено временем существования тех условий жизни, т. е. той среды, к которой он приспособлен, а также, конечно, соответствием темпа его эволюции с темпом изменения этой среды. Понятно, что вымирание хозяина ведет к вымиранию и его строго специализированных паразитов. Размыв и завал пещер ведут к гибели той специальной жизни, которая в них развилась и которая ограничена лишь данными пещерами. При строго специализированном питании существование животного зависит от наличия соответственного кормового материала, и полное уничтожение последнего ведет к его вымиранию. При замене леса степью (или наоборот) все специализированные лесные (или степные) животные также осуждены на выми-

вание, если только эта замена идет с такой скоростью, что данные специализированные организмы не могут за это время переспециализироваться. Вопрос о темпе эволюции имеет вообще очень большое значение в проблеме вымирания. Однако для специализированных организмов он не всегда имеет решающее значение. При замене леса степью речь идет не о преобразовании леса, соответственно которому лесные животные могли бы сами преобразоваться путем алломорфоза. Речь идет об отступании, сокращении лесных массивов и их замене степью. При этом происходит сокращение области, пригодной для жизни лесных животных, вплоть до ее уничтожения вместе с населяющими ее организмами. Если такой процесс захватывает большую территорию со своей специфической фауной вполне лесных организмов, то последние вымрут. Чем более ограничены территориально и по своим специфическим условиям существования известные организмы, т. е., чем более они специализированы, тем больше возможности гибели этих организмов вследствие утраты территорий и условий, пригодных для их жизни.

Это — внешние условия, которые именно по своей ограниченности ставят специализированный организм перед опасностью вымирания. Здесь следует отметить, что более стойкие физические условия жизни в море и более благоприятные условия расселения значительно уменьшают эту опасность для морских животных. В таких условиях отсутствия резких переходов решающее значение обычно приобретает соотношение скорости изменения условий существования и темпа эволюции специализированного организма. Последний находится, однако, в неблагоприятном положении еще и по другим причинам.

Мы уже обращали внимание на то, что организмы, приспособленные к известной среде, имеющие сложную организацию, согласованную во всех своих частях с различными сторонами внешней среды, т. е. связанные многочисленными биологическими координациями, обычно не могут выйти за пределы этой среды. Выход из этой среды предполагает слишком большую перестройку организации, в которой все части коррелятивно связаны и образуют одно координированное целое. Если отдельные части обнаруживают весьма одностороннее развитие, то трудно себе даже представить возможность коренного преобразования такого организма. Если млекопитающее с более или менее индифферентной зубной системой может перейти на любые формы питания, то вряд ли специализированное травоядное животное, подобное нашим высшим копытным, могло бы когда бы то ни было преобразоваться в хищника. Для специализированных форм, именно в силу их специальной организации, обычно оказываются закрытыми все пути эволюции, за исключением лишь путей дальнейшей специализации. Даже такой «признак» специализации, как крупная величина тела,

ограничивает возможность приспособления к другим формам существования. Мы не можем себе представить преобразование крупного четвероногого позвоночного в роющее, лазающее, скачущее или летающее животное.

Таким образом, филогенетической изменчивости специализированных организмов ставятся известные пределы, которые тем более ограничиваются, чем более узкой становится сама специализация. Если же возможность эволюции специализированного организма ограничена, то легкая изменяемость частных, ограниченных условий существования нередко ставит организмы перед угрозой вымирания (при изменении среды).

Наконец, и еще некоторые обстоятельства способствуют вымиранию. Специализированные организмы вымирают нередко целыми большими группами непосредственно (в геологическом масштабе) после своего блестящего расцвета. Интенсивное размножение организма, попадающего в благоприятные условия существования, ведет к расселению, захвату новых мест, усилению конкуренции и к дифференциации на новые экологические и географические формы. Далеко идущая дифференциация связана с уменьшением абсолютной численности отдельных популяций. Такое дробление на мелкие обособленные популяции получает особое значение у малоподвижных, оседлых животных. Малая численность популяций и, следовательно, абсолютное уменьшение числа возможных мутаций, в свою очередь, естественно ведут к замедлению темпа эволюции. К тому же ведет и единообразие условий существования специализированных организмов, ограниченных территориально, по роду пищи и по другим абиотическим и биотическим факторам. Если же эти организмы живут в условиях жестокой борьбы за существование со своими конкурентами, и их элиминация является избирательной, то интенсивный естественный отбор поведет организм ко все более строгой адаптации к данным частным условиям, т. е. по пути дальнейшей специализации. Кроме того, интенсивный естественный отбор специализированных организмов приведет к устранению заметно уклоняющихся особей. По мере достижения более строгой адаптации индивидуальная изменчивость будет неуклонно снижаться. И это, в свою очередь, приведет ко все большему замедлению темпа эволюции. Специализированный организм теряет свою пластичность. При изменении условий среды эта пластичность должна, конечно, восстановиться, однако и здесь решающее значение имеют темпы этого восстановления. Наблюдаемое нередко прогрессивное увеличение размеров специализированных животных в отдельных филогенетических ветвях ведет также к уменьшению пластичности через ослабление темпа размножения. Более длительное развитие, более позднее половое созревание и, наконец, обычное уменьшение плодовитости приводят к тому, что поколения

отделяются друг от друга значительными промежутками времени. Кроме того, абсолютная численность особей с увеличением размеров тела также снижается. Все это ведет к замедлению темпа эволюции. Прекрасным примером специализации, сопровождающейся возрастанием размеров животного, являются многочисленные формы ископаемых титанотериев.

Все сказанное подчеркивает значение как внешних, так и внутренних факторов в процессе теломорфоза (специализации). Нередко встречающиеся явления регрессивного развития, связанные с упрощением условий существования (например, при переходе к сидячей жизни), не ведут к вымиранию и не исключают возможности новой прогрессивной эволюции. Односторонняя специализация (в том числе и при регрессе, например, паразитов) связана, однако с вполне реальной опасностью вымирания. Это не значит, что специализация ведет к вымиранию с внутренней неизбежностью. Мы видели, что ни внешние факторы, ни внутренние сами по себе не бывают ответственны за это вымирание. Конечно, всякое резкое изменение внешних факторов может привести к непосредственной гибели множества организмов, которые попали в сферу влияния неблагоприятных условий. Однако это не означает, что широко распространенная форма вымирает. Именно *ограниченность территорий и условий существования специализированных организмов* усиливают опасность вымирания. Кроме того, эта опасность усиливается и в результате *потери пластичности* специализированными организмами. Тем не менее специализированный организм может при отсутствии резких изменений среды существовать неопределенно долго (хотя бы в течение всего ряда геологических периодов от кембрия и доныне).

Вопрос о жизни или вымирании филогенетических ветвей, идущих по пути специализации, зависит от конкретных темпов изменения данной среды (конечно, с ее абиотическими и биотическими факторами) и от соответствующего изменения строения конкретного организма. Таким образом, вопрос решается в каждом отдельном случае в зависимости от реальных соотношений в процессах изменения организма и среды. Эти соотношения складываются, в общем, неблагоприятно для более специализированных животных вследствие ограниченности условий существования и утери пластичности самого организма.

Вымирание не есть общий неизбежный результат эволюции вообще, а лишь выражение своеобразных соотношений между развивающимся организмом и изменяемой средой, довольно, однако, закономерно наступающих в отдельных филогенетических ветвях. *Только своеобразное сочетание соотношений организма с факторами среды, в их взаимообусловленных изменениях, может привести организм в тупик эволюции, рано или поздно завершающийся вымиранием.*

3. Гиперморфоз

Мы определили гиперморфоз как переразвитие самого организма, сопровождающееся нарушением соотношений организма со средой. Если, однако, нарушаются эти соотношения, то можно говорить и об инадаптивной эволюции. В этом, казалось бы, имеется противоречие с нашим пониманием эволюции. При дарвиновском понимании эволюции, руководимой переживанием наиболее приспособленных, вся она является приспособительной, и, в таком случае, строго говоря, для инадаптивной эволюции нет места. Это, конечно, в общем верно: вся эволюция организмов в целом адаптивна. Однако организм не всегда изменяется согласованно во всех своих частях. Переживание наиболее приспособленного вовсе не означает, что эти особи и формы являются вполне приспособленными. Их можно считать лишь наиболее совершенными из числа фактически реализованных. Но по существу эти формы могут быть весьма несовершенными, в особенности в отдельных своих частях.

Таким образом, приспособление всего организма в целом может сопровождаться некоторым нарушением его частных соотношений с факторами внешней среды. Возможность гиперморфоза, т. е. развития за пределы целесообразного («гипертелия» Кено), обычно объясняется существованием особых внутренних факторов, направляющих развитие по определенному руслу. Основные доказательства существования автономного ортогенеза сводятся к ссылкам на явления переразвития, т. е. неадаптивного эксцессивного развития, ведущего рано или поздно к вымиранию. Мы уже говорили при разборе теломорфоза о возможности одностороннего развития, но тогда речь шла о специализации, т. е. о крайнем развитии приспособительных признаков. Теперь же мы говорим о прогрессивном развитии признаков, не имеющих явно приспособительного значения и, наоборот, являющихся как будто помехой для организма, как, например, чрезмерно развитые клыки бабirusсы или колоссальные рога гигантского оленя четвертичного периода (*Megaceros eurycerus*).

С позиций дарвинизма такие явления могут быть, по-видимому, объяснены только известной прочностью коррелятивных связей частей организма, благодаря которой прогрессивное и адаптивное изменение всего организма в целом (и известных его частей) неизбежно сопровождается неблагоприятным изменением некоторых других частей (хотя вред этого полностью перекрывается указанными адаптивными изменениями). Правильность этого объяснения подтверждается фактами.

Прежде всего, отметим закономерности общего увеличения роста, которое наблюдается во многих филогенетических ветвях. Это увеличение размеров в общем является, очевидно, адап-

тивным и определяется многими моментами (крупные яйца и высоко развитые детеныши, более экономный обмен веществ, сокращение потери тепла у теплокровных, большая защита от хищников или, наоборот, большие возможности успешного нападения для хищника). Тем не менее как раз в рядах форм возрастающей величины нередко намечаются и неблагоприятные явления. Увеличение общих размеров тела никогда не бывает пропорциональным, и наиболее дифференцированные части, как, например, головной мозг, при этом сильно отстают в своем росте от остального тела.

Относительные размеры частей организма определяются в индивидуальном развитии известными корреляциями, а также особенностями роста дифференцированных тканей (более дифференцированные ткани растут медленнее). В процессе индивидуального развития происходит поэтому вполне закономерное изменение пропорций. Филогенетическое увеличение размеров тела происходит за счет увеличения длительности индивидуального роста (при этом обычно увеличивается и скорость роста, что не меняет общего результата). Простое продление роста, как сказано, никогда не ведет к пропорциональному увеличению размеров отдельных частей тела. Что касается пропорционального увеличения общих размеров тела в течение эволюции, то оно возможно лишь при непрерывной перестройке всей системы корреляций, которые определяют нормальные пропорции частей. Такая перестройка требует, во всяком случае, длительного времени, и быстрое увеличение размеров тела в филогенетическом развитии не бывает вполне координированным. Поэтому быстрое увеличение общих размеров тела в течение эволюции известной формы, сопровождаемое нарушением координаций частей (главным образом биологических, но частью и динамических), мы будем считать частным случаем переразвития (гиперморфоза). Очевидно, сюда следует отнести возрастание общих размеров у некоторых динозавров. Крупные динозавры поражают своими диспропорциями, и, в частности, малой величиной головы, которой соответствовал ничтожный объем головного мозга. Как правило, относительные размеры головы и головного мозга всегда уменьшаются во время индивидуального роста. Здесь та же закономерность перенесена и на филогенетический рост, без заметных корректив. Это указывает на возрастание величины тела в результате простого продления периода роста животного, без достаточной перестройки корреляций, определяющих относительные размеры частей организма. Нужно думать, что относительно ничтожные размеры головного мозга у крупных динозавров создавали для них в известных отношениях неблагоприятные условия в борьбе за существование. Крупные размеры тела давали вместе с тем известные преимущества, которые при данных условиях борьбы за существо-

вание с избытком перекрывали недостатки, создаваемые неправильной координацией частей (например, непропорционально малой величиной головного мозга). В противном случае эволюция не получила бы данного направления. В чем заключаются эти условия, определяющие быстрое увеличение размеров животного, мы разберем в дальнейшем (возрастная элиминация).

По мере увеличения размеров тела у некоторых животных непропорционально разрастаются различные кожные образования — рога, кожный скелет. Так вырастали своеобразные рога и кожные окостенения *Ceratopsida* по мере увеличения размеров их тела и достигли максимального развития у известного *Triceratops* — огромного динозавра из верхнего мела. Точно так же непомерно разрастались кожные окостенения, образовавшие гребень вдоль спины у стегозавров. Небольшие костные пластинки древних форм (*Scelidosaurus*) разрастались у позднейших представителей (*Stegosaurus*) в огромные треугольники. Эти явления непропорционального разрастания кожных образований обусловлены также, очевидно, сохранением закономерностей онтогенетического развития, с его непропорциональным ростом, в быстрых филогенетических преобразованиях данных форм. Мы знаем, что как раз поздно закладывающиеся и мало дифференцированные образования (в частности, кожные) растут обычно с очень большой скоростью.

Продление индивидуального роста за нормальные пределы должно привести к возрастанию относительных размеров этих частей. Закономерности возрастания (или падения) относительных размеров отдельных частей тела в индивидуальном развитии определяются формулой $w = v r^q$ (выводимой из формулы параболического роста $v = m t^k$), где q представляет собой отношение константы роста данной части к константе роста всего тела (или другой сравниваемой части), т. е. $q = k/k_1$. Эта формула, выражающая относительный рост частей организма, была выведена мною из закона параболического роста и независимо от этого предложена Дж. Гексли, который обозначал такой непропорциональный рост как гетерогонический или аллометрический. Интересно отметить, что А. Герш [Hersh, 1934] нашел, что возрастание величин рогов в ряду форм у ископаемых титанотериев также подчиняется этой закономерности. Это показывает, что у титанотериев, а вероятно, и у многих других животных, быстрое прогрессивное увеличение размеров тела в филогенетическом ряду представляет результат все большего продления периода индивидуального роста, с сохранением его закономерностей, т. е. с сохранением той системы корреляций, которая определяет непропорциональный рост частей у исходных форм. Другой вопрос — о физиологических основах продления роста — приводит также к интересным заключениям. Конец роста определяется у позвоночных в основном окончанием рос-

та скелета. Время прекращения роста скелета регулируется эндокринными факторами. В длинных костях конечностей млекопитающих рост прекращается с окостенением и прирастанием эпифизов, так как этим самым прекращает свое существование камбиальный слой клеток, за счет которых идет нарастание хрящей в эпифизах. Таким образом, продление роста (т. е. переразвитие) есть результат задержки в окостенении эпифизов (т. е. результат недоразвития).

Возможно, что непропорциональный рост частей при общем увеличении размеров тела привел и к таким процессам, как возрастание величины бивней у слонов, величины клыков у саблезубой кошки и у бабirusсы и величины рогов у оленей. И здесь эти явления сопутствуют и только выделяются своей особенно яркой непропорциональностью. Если такие органы служили средствами защиты или нападения, то известную роль мог сыграть и отбор на раннее их развитие, которое при сохранении прежних корреляций также могло привести к их эксцессивному разрастанию. Однако возможны и иные предположения. Дело в том, что рога оленей, а также клыки у кабана бабirusсы и бивни у некоторых слонов представляют вторичнополые признаки, развивающиеся в зависимости от половых гормонов. При переходе стадного животного к полигамии у самцов, очевидно, прогрессивно развивались половые железы, а вместе с тем, вероятно, усиливалась и их внутренняя секреция. Усиление внутренней секреции половых желез у самца могло привести и к усиленному развитию зависимых вторичнополовых признаков. Конечно, все это возможно только при условии сохранения между ними прежней корреляции. Мы знаем, что эти корреляции между функцией половых желез и вторичнополовыми признаками не являются вообще особенно прочными. Они легко разрываются в историческом развитии форм (появление комолых форм, нередкий перенос признака с самца на самку) и, соответственно, эксцессивное развитие вторичнополовых признаков не является общей характеристикой полигамов.

Спрашивается, как в этих случаях эволюция могла идти в направлении неблагоприятного для жизни животного эксцессивного развития таких органов, как клыки и рога? На этот вопрос следует дать такой же ясный ответ, как и на вопрос о причинах эксцессивного развития некоторых органов при увеличении общих размеров тела. Увеличение размеров тела давало данному виду какие-то преимущества в борьбе за существование, причем эти преимущества с избытком перекрывали неблагоприятные стороны организации, связанные с эксцессивным развитием отдельных органов. Только в этом случае возможна была быстрая эволюция в данном направлении без перестройки тех корреляций, которые регулируют рост органов. Труднее всего ответить на вопрос, почему развивалась полига-

мия у некоторых животных. Непосредственных преимуществ в борьбе за существование полигамия, очевидно, не дает. Мы знаем, что и многие вторичные половые признаки не связаны с какими-либо выгодами для данного животного. Они, однако, имеют известное значение в обеспечении вида достаточным потомством. И в данном случае, при известной смертности молодежи, естественный отбор на плодовитость пошел по мужской линии. Больше шансов выжить имели потомки более плодовитых самцов, т. е. тех, которые оплодотворяли большее число самок. Увеличение же плодовитости самих самок, очевидно, создавало, при наличии конкуренции из-за пищи (зимой), чрезмерную для них нагрузку (т. е. снижало их жизнеспособность). В этом случае развитие полигамии является, как другие случаи гиперморфоза, показателем значительной истребляемости молодежи.

В гиперморфозе мы не имеем особо распространенной формы эволюционного процесса. Явления переразвития представляют лишь частное выражение случаев очень быстрой эволюции, идущей по пути одностороннего преобразования в определенном направлении, диктуемом данными условиями борьбы за существование. Только при такой быстрой эволюции возможно сохранение некоторых прежних корреляций, определявших относительный рост частей организма. Сохранение же прежних корреляций в условиях измененного организма неизбежно означает нарушение координаций с внешней средой. Быстрая эволюция бывает поэтому в некоторых отношениях инадаптивной. Общая организация в целом изменяется адаптивно, и при данных условиях организму, быть может, ничего еще не угрожает, но сама быстрота эволюции указывает на быстрое изменение жизненных условий (для данного организма), а при этом специализированному организму всегда угрожает опасность отстать от требований среды.

Мы рассматриваем явление гиперморфоза, т. е. переразвития, не как причину вымирания, а как симптом, как показатель того, что организм в своих преобразованиях не поспевает за темпами изменения жизненных условий и что эти последние начинают складываться для него неблагоприятно.

Хотя явления эксцессивного роста объясняются сохранением существующих корреляций, т. е. внутренними факторами развития, но все же эволюция всего организма в том или ином направлении определяется его соотношениями с внешней средой. Нельзя видеть в гиперморфозе доказательства направляющей роли внутренних факторов в процессе эволюции. Наоборот, внутренние наследственные факторы оказываются и здесь лишь в роли тормоза, помехи, ограничивающей свободу эволюционного процесса, руководимого конкретными соотношениями между организмом и средой и осуществляемого через естественный отбор наиболее приспособленных особей.

4. Катаморфоз

Катаморфоз (деградация А. Н. Северцова) означает, согласно нашему определению, регресс и недоразвитие организма, связанные с переходом к более простым соотношениям со средой и с общим понижением жизнедеятельности. Понятие катаморфоза близко к понятию педоморфоза Гарстанга и де Бера [de Beer, 1930]. Частично к этому понятию близки «фетализация» Болька [Bolk, 1926], а также процессы установления постоянной неотении [Boas, 1896], что можно обозначить как «гипоморфоз».

Мы знаем, что мутации, характеризующиеся проявлениями недоразвития, в высшей степени распространены, и если они будут в процессе естественного отбора сохраняться, то насыщение ими всей популяции, а вместе с тем и дальнейшее их накопление в благоприятствуемом направлении будет идти с огромной скоростью. Это дает генетическую основу для регрессивных изменений, которые могут очень быстро привести к недоразвитию отдельных органов или даже всего организма в целом [Шмальгаузен, 1938а; для растений также — Левитский, 1925].

Катаморфоз определяется упрощением условий существования. Конечно, организм получает и здесь преимущества в борьбе за существование, но только в пределах очень скромных, очень простых условий данной внешней среды. Глубоководные животные, пещерные животные живут в относительно простых и постоянных условиях (света, температуры и др.), и у них проявляются признаки дегенерации в различных системах органов. Гораздо ярче выражаются дегенеративные явления при переходе к неподвижной, сидячей жизни и, в особенности, при переходе к паразитизму. В этом случае своеобразной специализации (теломорфоза) ясно видно все же строгое приспособление организма к данной, точно определенной среде; вместе с тем, переход от более сложной жизненной обстановки к более простой накладывает на эволюционный процесс свой особый специфический отпечаток. Целый ряд органов (в первую очередь, «экзосоматических») становится излишним и редуцируется. С ними вместе исчезают и многие функционально связанные части. Этому процессу редукции («эндосоматических» органов) сопутствует процесс разрыва соответствующих динамических и даже топографических координат. В индивидуальном развитии организма редукционные процессы всегда определяются разрывом эргонтических (функциональных) и морфогенетических корреляций. С разрывом этих корреляций должны прекратить свое существование и сами коррелятивно связанные части. Процесс дегенерации есть процесс распада, дезинтеграции, при котором имеющиеся зависимости прекращают свое существование. Всякие координаты устанавливаются и поддержива-

ются только через процесс естественного отбора. Они сейчас же отпадают там, где отбор теряет свои точки приложения (а он теряет их на всех ненужных более признаках, органах и частях вследствие утери связи с известными сторонами внешней среды). Таким образом, для катаморфоза характерно не развитие тех или иных координаций, а, наоборот, ликвидация уже существующих корреляций и координаций.

Конечно, дегенерация не может быть всеобщей, и организм остается целостным, хотя и упрощенным, связанным с определенной, хотя и очень простой средой. Таким образом, сохраняются и известные комплексы топографических и динамических координаций, обеспечивающие существование жизнеспособного организма. Сохраняются и те биологические координации, которые связывают организм со средой. Некоторые из таких координаций могут приобрести даже особо важное значение в связи с особой спецификой требований, предъявленных данными условиями.

При катаморфозе дегенеративные явления, быть может, не столь глубоки, как в случаях теломорфоза некоторых узко специализированных животных, но, с другой стороны, они шире захватывают всю организацию. Упрощение среды при катаморфозе не означает объективного ограничения этой среды узкими пределами, как при специализации, а лишь упрощение соотношений между организмом и средой. Такое упрощение соотношений можно обозначить даже как деспециализацию. В данном случае деспециализация связана с особыми условиями борьбы за существование, при которых частные приспособления теряют свою значимость (элиминация главным образом хищниками и паразитами теряет избирательный характер).

Чтобы не быть абстрактными, приведем некоторые примеры. У асцидий с переходом к сидячей жизни утеряны все признаки и биологические координации между ними, определявшие активным передвижением в водной среде, именно: двустороннесимметричная удлинённая форма тела, непарные плавники, мускульная метамерия, органы чувств; утеряны также все динамические координации, связывавшие эти органы с другими, — сегментальные нервы, головной и спинной мозг, скелетная ось (хорда) и мн. др; частично теряются топографические координации между этими органами — хорда развивается только в задней части тела, что указывает также на утерю некоторых морфогенетических корреляций. У паразитических раков, в особенности у корнеголовых, эта ликвидация сложных соотношений органов пошла еще дальше, и здесь трудно говорить о сохранении каких-либо биологических координаций; система динамических и топографических координаций также упрощена до крайних пределов, как и вся организация взрослого рака. Однако в личиночном состоянии многие из характерных для

личиночных форм координаций еще сохранились, так же как и те корреляции, которые регулируют развитие личиночных органов. Это показывает, что система координаций ликвидируется для того именно возраста, в котором организм становится в более простые отношения с внешней средой. То же самое показывает и следующий частный тип эволюционных изменений — гипоморфоз.

Гипоморфоз

Гипоморфоз означает недоразвитие организма, связанное обычно с выпадением той смены среды, которая происходила в течение индивидуального развития у исходных форм. Организм, переходивший во взрослом состоянии в иную среду, начинает созревать уже в той среде, которая была характерна только для личинки. Такое направление эволюционного процесса определяется тем, что при меняющейся обстановке личинка оказалась в условиях более обеспеченной жизни, чем взрослое животное (в его среде). Конечно, этот процесс сопровождается ликвидацией тех зависимостей, которые были характерны для взрослого животного и относятся к среде, теперь покинутой. Из позвоночных примеры такого рода известны для хвостатых амфибий, причем в некоторых случаях этот процесс разыгрывается на наших, так сказать, глазах. У обыкновенного аксолотля (*Ambystoma mexicanum* s. *tigrinum*) личинка нормально становится половозрелой, и животное в этом случае не метаморфозировало, а остается на всю жизнь водным животным с наружными жабрами, плавательным хвостом и другими приспособлениями к водной среде. Взрослая фаза сухопутного животного, однако, еще не вполне утеряна. Иногда метаморфоз наступает еще вследствие внутренних причин, и во всяком случае он может быть вызван экспериментально при введении препаратов щитовидной железы. Способность к метаморфозу, следовательно, еще сохранилась. Нормально, однако, выход на сушу не осуществляется, и животное сохраняет все свои личиночные органы, связанные с жизнью в воде. В этом случае теряются органы взрослого, т. е. наземного, животного, а также все те координации, которые их связывают. Не развивается характерная для наземного позвоночного пигментация, вальковатая форма тела, недоразвиваются легкие, органы кровообращения, зубная система, скелет, мускулатура и др. Все эти органы находились в известных характерных для взрослого животного взаимоотношениях между собой непосредственно (динамические координации) и через окружающую среду (биологические координации). Конечно, эти взаимоотношения теперь разрываются, т. е. происходит ликвидация всей системы различных координаций, которые были характерны для взрослого животного. Мы считаем, что именно этот разрыв координаций является показателем нарушения нормальных соотношений со средой и, вместе с

тем, моментом, определяющим дальнейший ход редукции органов. В данном случае, очевидно, в первую очередь оказывается нарушенной динамическая координация между развитием щитовидной железы и других органов. Это нарушение и приводит к недоразвитию всех тех частей, которые в своем морфогенезе коррелятивно связаны с щитовидной железой. У так называемых постоянно жаберных хвостатых амфибий, к каковым относятся, например, известный пещерный протей (*Proteus anguineus*) и менобранх (*Menobranchius lateralis*), слепой тритон (*Typhlomolge rathbuni*), сирена (*Siren lacertina*) и др., это выпадение координаций, а следовательно, и организационных признаков взрослого животного, достигло гораздо большей глубины и прочности. Постоянно жаберные амфибии представляют собой половозрелых личинок, которые совершенно утратили способность превращаться в наземное животное.

Так как вообще личиночные формы обычно построены проще, чем взрослые, то в случаях неотении мы имеем вторичное упрощение организации и как бы частичное обращение процесса эволюции с утерей многих признаков специализации. Современные постоянно жаберные амфибии имеют различное происхождение: их предками были различные специализированные наземные формы. В результате недоразвития признаков специализации этих наземных форм мы получаем вновь более обобщенные формы, которые в силу их сходства раньше объединялись систематиками в одну группу. Целый ряд признаков взрослых предков полностью выпадает. Организация упрощается за счет выпадения последних стадий развития.

Мы считаем, что выпадение координаций, сначала биологических (вследствие потери их значения в борьбе за существование), а затем и динамических, сопровождалось расшатыванием системы морфогенетических и эргонических корреляций, определявших онтогенетическое развитие органов и их закономерные соотношения, и тем самым привело к редукции органов, утеревших эти связи. Редукции органов взрослого животного есть результат разрушения всей системы связей этих органов, сначала связей с внешней средой, а затем и взаимозависимостей в филогенетическом и онтогенетическом развитии.

Гипоморфные изменения возможны, по-видимому, и без резкой смены среды (как при типичной неотении). Общее уменьшение определяемых биологической обстановкой размеров тела ниже известных пределов сопровождается также упрощением организации, имеющим характер недоразвития. Такими упрощенными организмами являются коловратки, тихоходки, пантоподы, клеши, может быть мшанки и многие другие, более мелкие группы. Этот тип изменений имеет большое принципиальное значение. Уменьшение общих размеров тела (определяемое биологически) само ведет к неполноте дифференциров-

ки вследствие выпадения известных условий самой дифференцировки. Недоразвитие определяется здесь непосредственно внутренними условиями развития организма. Весьма вероятно, что в таких случаях, при быстрой эволюции, часто настолько нарушаются нормальные соотношения организма со средой, а также и частей внутри организма, что такие организмы пойдут по пути вымирания, сопровождаемого постепенным «дегенеративным» измельчением или «вырождением».

Катаморфоз в большей или меньшей степени характерен для всех современных амфибий и связан, очевидно, с частичным возвращением к жизни в воде. В некоторых случаях наблюдается, однако, полный возврат в водную среду, и тогда получают свое полное выражение явления гипоморфоза. Личиночная форма нормально живет в воде и достаточно приспособлена к некоторым специфическим условиям водной среды (к жизни в небольших безрыбных водоемах). Если взрослая форма оказывается на суше в менее благоприятных условиях, то всякая ее более длительная задержка в воде, по крайней мере до первого размножения, даст ей известные преимущества в борьбе за существование. Однако эти преимущества могут иметь место лишь в том случае, если организм сохраняет при этом свои специальные личиночные приспособления к жизни в водной среде (хвостовой плавник, жабры, личиночное кровообращение). Отсюда — подбор мутаций с задержанным метаморфозом или, по меньшей мере, подбор мутаций с остановкой некоторых органов на личиночной стадии развития. В результате наступает либо общая неотения, либо недоразвитие лишь некоторых органов.

У амфибий гипоморфоз означает, следовательно, сохранение личиночных признаков в связи с возвращением животного к жизни в нормальной для личинки водной среде. В других случаях гипоморфоз также обыкновенно связан с сохранением личиночного образа жизни. Так, аппендикулярии представляют собой по происхождению личиночные формы асцидий, которые стали достигать половозрелости в личиночном состоянии и утратили способность к метаморфозу.

Общий регресс и частная редукция отдельных органов чаще всего основываются на явлениях онтогенетического недоразвития, связанных с процессами бесконтрольного накопления мутаций в отношении тех черт организации, которые потеряли свое значение в новой жизненной обстановке [Шмальгаузен, 1938a]. Гораздо реже наблюдается инволюция структур, которые достигают перед этим более или менее нормального развития («афанизия» А. Н. Северцова).

Хотя регрессивные явления, и в частности явления недоразвития, довольно распространены не только при катаморфозах, но и при теломорфозах, они, однако, далеко не ограничиваются

этими рамками и захватывают гораздо более широкие области эволюционных преобразований. Не только специализация (теломорфоз), но и обычное изменение жизненной обстановки (алломорфоз) сопровождаются регрессом отдельных частей, осуществляющимся обычно посредством недоразвития органов. Вспомним, что прогрессивное развитие позвоночника происходило за счет недоразвития хорды, что прогрессивное развитие кости во внутреннем скелете позвоночных только и было возможно на основе недоразвития и замещения хряща. Приобретение волосяного покрова млекопитающими неизбежно было связано с редукцией прежнего покрова из роговых чешуй. Во всех этих случаях регрессивные явления сопровождают прогрессивные, поскольку происходит замещение одних тканей или органов другими, более совершенными (субституция органов).

Деспециализация

Регресс сильно специализированных органов приводит к известной деспециализации и, таким образом, дает новые возможности смены среды для данного организма. При быстрых изменениях среды только катарморфоз может, по-видимому, иногда спасти организм от вымирания. Так, например, от мезозойских многобугорчатых млекопитающих (*Multituberculata*), обладавших крайне специализированной зубной системой, в современной фауне сохранились лишь их потомки — однопроходные (ехидны и утконос), совершенно лишенные зубов. Возможно, что именно редукция крайне специализированной зубной системы дала возможность предкам современных однопроходных пережить резкую смену обстановки, связанную с расцветом вышших млекопитающих в начале третичного периода, и перейти на иные способы питания.

Еще интереснее, однако то, что в некоторых случаях явления недоразвития создают соответствующую базу для прогрессивного развития данной системы или других органов без всяких явлений замещения. Так, прогрессивное развитие системы кровообращения у наземных позвоночных было возможно только при условии редукции одной из дуг аорты. Долгое незарастание лобного шва на черепе человека дает необходимые условия для продления роста головного мозга, т. е. для его дальнейшего прогрессирования.

Больк считает, что такие явления недоразвития, обозначаемые им как фетализация, играли большую роль в процессе становления человека. Другие авторы идут еще дальше и полагают, что процессы общего недоразвития (гипоморфоза) специализированного организма, устраняя его признаки специализации, создают необходимую базу для нового прогресса в любом ином направлении.

Аппендикулярии являются не просто неотеничными формами асцидий. Они не остановились на личиночной стадии развития своих предков, а пошли дальше по пути прогрессивной эволюции, но в совершенно новом направлении. На основании подобных фактов Гарстанг и де Бер разработали свою теорию происхождения больших групп животного царства путем педоморфоза.

С явлениями гипоморфоза связана именно интересная особенность. Так как гипоморфоз покоится на выпадении последних стадий развития, у животных, происшедших этим путем, полностью исчезают признаки взрослых предков, а тем самым и многие процессы онтогенетического развития, которые могли бы дать указание на происхождение этих животных. Кроме того, нет и промежуточных взрослых форм. Поэтому ни эмбриологические, ни сравнительно-анатомические, ни палеонтологические данные не могут дать надежных указаний на происхождение гипоморфных животных (некоторые указания общего характера могли бы дать только сравнительно эмбриологические исследования). Поясним это примером. Аксолотль — половозрелая личинка амбистомы (*Ambystoma mexicanum*) — был первоначально описан как особая постоянножаберная форма (*Siredon pisciformis*), и только позднее было доказано, что аксолотль в некоторых случаях подвергается метаморфозу и превращается тогда в типичную амбистому. Если бы это не было установлено и если бы не было известно близких форм амбистомы, которые не утратили способности к метаморфозу и обладают сходными личинками, то мы не могли бы указать точно происхождение аксолотля. Изучение истории онтогенетического развития аксолотля не могло бы нам помочь установить его происхождение от вышестоящей формы (амбистомы). Если бы мы знали только взрослых амбистом и взрослых аксолотлей, то мы не могли бы судить о близком их родстве друг с другом. Сравнительная анатомия здесь оказалась бы беспомощной. Если бы мы имели даже полный палеонтологический ряд взрослых форм, то мы могли бы только установить, что наряду с последовательным филогенетическим рядом амбистом внезапно появляются сначала единичные экземпляры (факультативная неотения), а затем все более многочисленные аксолотли. Палеонтология не могла бы ответить на вопрос о происхождении последних.

В данном примере личиночная форма обладает все же окостенениями, позволяющими надеяться на получение более полных палеонтологических данных, которые могли бы со временем помочь провести сравнение между личинками и установить происхождение неотеничной формы.

Представим себе, однако, личиночную форму, лишенную твердого скелета. Такие личинки в ископаемом состоянии не

сохраняются. Не сохранится ничего и от неотеничной формы, получившейся в результате сохранения личиночных признаков половозрелой формой. Если теперь эта неотеничная форма начнет прогрессивно развиваться и приобретет более плотные скелетные образования, позволяющие ей сохраниться хотя бы в виде отпечатков в более нежных осадочных породах, то она покажется нам внезапно появившейся новой своеобразной формой, не связанной никакими переходами с представителями прежних фаун.

Таким путем Гарстанг и де-Бер пытаются объяснить отсутствие переходных форм между типами животного царства. В частности, предполагается, что, например, насекомые произошли посредством «педоморфоза» от личинок многоножек. Действительно, у личинок многоножек (*Diplopoda*) сначала развиваются лишь три пары ног, и в таком виде они весьма напоминают бескрылых насекомых — аптеригот. Гарстанг идет и дальше. Он полагает, что хордовые животные произошли путем «педоморфоза» от личинок иглокожих, которые достигали половозрелого состояния до метаморфоза (неотения).

Вряд ли у нас есть основания настолько расширять значение процессов катаморфоза, и в частности гипоморфоза. Однако мы не отрицаем возможности частичной деспециализации или «омоложения» специализированного организма. Представлению о необратимости эволюции это ни в какой мере не противоречит, так как никакого возврата к прежнему состоянию здесь, конечно, не имеется, и неотеничная форма ни в коем случае не идентична с какой-либо предковой формой. В самом деле, имеется лишь вторичное упрощение строения, основанное на остановке в индивидуальном развитии. Этим, конечно, не достигается возврат к исходным примитивным формам. Современные постоянножаберные амфибии сильно упрощены вследствие гипоморфоза. Однако в результате этого они несколько не приблизились по своему строению ни к стегоцефалам, ни к кистеперым рыбам, ни к каким-либо иным предковым формам. Наоборот, они еще более от них удалились. К личинкам предков они, конечно, стали ближе, чем исходная взрослая форма. Все же они еще ближе по организации к личинкам своих ближайших предков.

Если мы примем возможность катаморфоза с последующей затем прогрессивной эволюцией даже в значительно более ограниченном масштабе, чем это делают Гарстанг и де-Бер, то все же за этими явлениями остается довольно большая роль в процессе смены органических форм. Очевидно, этим путем все не чрезмерно специализированные организмы могут утратить черты своей специализации, которые их слишком прочно связывают с данной средой. Если они при этом приобретают известные преимущества в результате одновременного процесса

прогрессивного развития, то перед такими организмами открывается возможность расширения своего местообитания за пределы прежней среды. В этом может сказаться дальнейшее положительное значение процессов недоразвития. Вместе с тем, как было указано раньше, мы усматриваем положительную роль явлений катаморфоза в следующем: 1) процессы катаморфоза устраняют связанность организма с узкими условиями среды, 2) они создают возможность замещения специализированных и мало совершенных органов более совершенными, 3) они создают более индифферентную основу, на которой возможно развитие совершенно новых дифференцировок, позволяющих организму завоевать новое место в природе.

В процессах прогрессивной эволюции явления недоразвития занимают не последнее место, и, быть может, они действительно лежат в основе наиболее крупных преобразований всей организации, связанных с ее поднятием на высшую ступень, как это выражается в ароморфозах.

В этом случае вопрос о роли неспециализированных организмов (Э. Коп) в прогрессивной эволюции выступает в новом свете. Неспециализация не является обязательно результатом сохранения исходных индифферентных состояний, но может и вторично возникнуть в результате утери признаков специализации при явлениях катаморфоза и гипоморфоза.

5. Ароморфоз

А. Н. Северцов, предложивший понятие ароморфоза, определил его как приспособительные изменения, при которых повышается общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков. Ароморфоз означает поэтому, прежде всего, поднятие организации в целом на высший уровень, дающий организму возможность использования новых материалов и факторов внешней среды. Такой организм получает в борьбе за существование преимущества общего характера, не ограниченные какой-либо строго определенной средой. Поэтому он получает возможность выйти за пределы той среды, в которой жили его предки, и захватить новые, частью весьма отличные области для своего местообитания. Такими преимуществами общего характера отличаются, например, птицы и млекопитающие. Основными признаками их высшей организации являются: усовершенствование легких, полное разделение артериальной и венозной крови в сердце, развитие теплокровности, что связано с приобретением покрова из перьев у птиц и волос у млекопитающих, приобретение зародышевых оболочек у всех амниот, живородность у млекопитающих, дифференцировка зубов у них же, развитие коры в полушариях переднего мозга млекопитающих и т. д.

Во всех этих случаях организм получает в любой среде известные преимущества, которые дают ему возможность расширять область своего распространения. Приобретение зародышевых оболочек позволило еще рептилиям распространиться на суше, а приобретение теплокровности и живорождения позволило млекопитающим проникнуть далеко в холодные страны. Усовершенствование дыхания и кровообращения позволило значительно поднять активность организма и, следовательно, обеспечить его пищей далеко за пределами той среды, в которой это было возможно для его предков. Еще яснее общее значение прогрессивного развития головного мозга как фактора, обеспечивающего успешную борьбу за существование в самой различной обстановке. Таким образом, ароморфозы дают организму преимущества общего характера, не связанные с данной ограниченной средой, а, наоборот, позволяющие организму расширить ту среду, в которой он обитает. Ароморфозы представляют собой процессы, освобождающие организмы от их слишком тесных связей со средой и как бы поднимающие их над многими частными условиями существования. Организм становится более активным и все более овладевает жизненными средствами окружающей среды.

Во всех этих случаях решающее значение имеет сама организация животного и именно строгая ее гармоничность, т. е. согласованность частей. Из этого же следует, что при ароморфозах приобретают исключительно большое значение те формы филетических зависимостей, которые мы называли динамическими координациями. Именно они выражают взаимную приспособленность (коадаптацию) частей и органов, которая приобретает особое значение в периоды более значительных преобразований в той или иной системе органов. Таким образом, мы должны признать, что в условиях ароморфозов на первый план выдвигаются динамические, или коадаптационные, координации. Поэтому при всех более крупных ароморфозах ясно выражается преобразование собственно всей организации: приобретение постоянной температуры тела млекопитающими было возможно только при возникновении волосного покрова, при более интенсивном дыхании, при обеспечении всех тканей вполне окисленной кровью, следовательно при полном разделении артериальной и венозной крови в сердце; оно требовало также усиленного питания и усиленного выделения продуктов распада; обеспечивая большую активность организма, оно требовало и более высокого развития органов чувств, нервной системы, мышечной системы, органов движения, скелета, органов защиты и нападения и т. д. Одним словом, это огромный комплекс вполне связанных изменений, в своей совокупности действующих поднимающих всю организацию животного на значительно более высокий жизненный уровень. Все эти зави-

симости обусловлены требованиями полной согласованности в работе отдельных частей, т. е. представляют собой типичные динамические координации. Подчеркивая основное значение этих последних при всех ароморфозах, мы, однако, не утверждаем, что топографические координации тем самым теряют свое значение. Топографические координации регулируют соотношения частей в пределах известной исторически установившейся общей схемы. Эта схема не теряет своего значения и при ароморфозах; она постепенно изменяется и усложняется в процессе эволюции, но не испытывает при этом какой-либо коренной ломки.

Необходимо отметить большое значение понятия ароморфоза. Оно устанавливает наиболее важные узловые точки эволюционного процесса, от которых начинаются новые пути развития, располагающиеся на более высоком уровне организации. Подъем организации на высшую ступень дает ему возможность значительно расширить среду своего обитания, увеличить свою численность, захватить новые места обитания и дать начало новым формам. После ароморфоза всегда начинается широкая адаптивная радиация форм. Почти все большие группы (типы, классы, а иногда и отряды) животного царства произошли путем ароморфоза от нижестоящих форм и разбились затем на подчиненные группы, развивавшиеся далее по пути алломорфоза и теломорфоза. Можно привести следующие конкретные примеры ароморфных преобразований.

Кишечнополостные животные произошли от каких-то колониальных простейших путем ароморфоза. Образование двух первых слоев тела — первичных покровов (эктодермы) и первичной кишки (энтодермы) — означало большой шаг по пути прогрессивной эволюции, так как давало возможность захватывать и переваривать в кишечной полости гораздо более крупный пищевой материал (чем это было возможно при внутриклеточном пищеварении); кроме того, это давало организму более надежную как пассивную (кутикула), так и активную (стрекательные клетки) защиту и, наконец, позволило ему приобрести более совершенные орудия нападения и захватывания добычи (щупальца). Червеобразные животные произошли также путем ароморфных преобразований от кишечнополостных животных — приобретение активного движения, сначала посредством ресничек, а затем при помощи мускульных сокращений, имело при этом решающее значение. Оно привело к приобретению двусторонней симметрии при удлинненной форме тела, способствовало развитию органов чувств и нервной системы. Это же активное движение было условием для приобретения трубчатой формы кишечника с особым анальным отверстием на заднем конце тела. Само собой разумеется, что приобретение активного движения расширяло для организма возможные условия его существования.

Высшие черви произошли также путем ароморфоза, наиболее существенным элементом которого было образование вторичной полости тела, которое позволило выработать самостоятельную кишечную перистальтику, независимую от сокращений кожно-мускульного мешка. Вместе с тем произошло образование кровеносной системы, регулировавшей распределение питательных веществ, всосанных кишечником, передачу продуктов выделения полости тела, а также и газовый обмен между тканями тела и наружной средой. В этом последнем роль посредника играли первоначально клетки общих покровов. Большое значение имела, однако, локализация дыхания на некоторых, соответственно преобразуемых участках покровов, давших начало жабрам. Это освободило всю остальную поверхность тела от функций газообмена и позволило усилить его защиту развитием мощной и прочной кутикулы. И эти преобразования наметили путь ароморфоза, приведшего к развитию членистоногих. Более активный организм завоевывал все новые места в природе, расширял свои пищевые возможности. Приобретение прочной кутикулы, защищающей тело от высыхания, позволило членистоногим выйти из водной среды в воздушную и широко расселиться по суше, где они дали начало паукообразным, многоножкам и насекомым.

Несомненно, что ароморфоз лежит и в основе процессов, приведших к развитию хордовых животных. Приобретение мускульной метамерии позволило перейти к новой быстрой форме движения посредством волнообразных изгибов тела. Значительное повышение активности в движениях было связано и с развитием органов чувств и с образованием весьма совершенной центральной нервной системы нового, трубчатого типа. Все это дало животному гораздо большие возможности использования окружающей среды. Еще большее значение имело приобретение хрящевого и затем костного скелета, дававшего более солидную опору мускулатуре и, следовательно, позволившего перейти к еще более активной жизни. Были приобретены новые, более совершенные органы чувств (обоняния, зрения и слуха) и вместе с тем подверглась значительной дифференцировке центральная нервная система, передняя часть которой дала начало сложному головному мозгу. Соответственно требованиям более интенсивного обмена прогрессивно развивались и органы водного дыхания — жабры.

Все эти процессы означали новый подъем организации на высшую ступень — образование позвоночных животных. Эти последние перешли затем к максимально возможной активности — к хищному образу жизни. Это было связано с дальнейшим прогрессом органов чувств (особенно обоняния) и центральной нервной системы, но в особенности сопровождалось также образованием вооруженного зубами хватательного аппарата, т. е. челюстей. Развились также парные конечности, контролирующие точ-

ность движений, очень мощный хвостовой плавник, а также защитный покров из кожных чешуй. Таким образом, путем нового ароморфоза развились рыбы. Естественно, что хищный образ жизни — активное преследование даже крупной добычи — дал животному еще большие возможности использования пищевых ресурсов окружающей среды. Идя по пути алломорфных и затем теломорфных изменений, рыбы разбились на множество форм, которые приспособились к самым различным условиям жизни в воде. В одной группе — кистеперых рыб — наметились, однако, возможности перехода в иную среду. У этих рыб парные плавники служили для ползания по дну неглубоких водоемов, что позволило им выползать также на берег. Приобретение этими рыбами добавочного воздушного дыхания, путем заглатывания воздуха в парный плавательный пузырь, позволило им держаться на суше в течение более продолжительного времени. Этим были созданы необходимые условия для преобразования кистеперых в наземных позвоночных и, в первую очередь, в амфибий. Мы, однако, затрудняемся назвать этот процесс ароморфозом.

Фактически здесь был лишь переход из одной среды в другую и притом из уже населенной весьма разнообразными позвоночными водной среды в еще ими не заселенную — воздушную. Биотическая обстановка была тогда на суше более простой, чем в воде. Соответственно первые наземные позвоночные, амфибии, не только не обнаруживают признаков высшей организации по сравнению с кистеперыми и двудышащими рыбами, но даже, наоборот, оказываются подвергнутыми процессам редукции в довольно широком масштабе. Особенно сильно редуцировался кожный, но отчасти также и внутренний скелет. Общая жизнедеятельность амфибий не стоит на более высоком уровне, чем у высших рыб. Их активность, пожалуй, даже ниже. Таким образом, наземные позвоночные произошли от кистеперых рыб путем алломорфоза, а не ароморфоза. Однако вслед за тем облегчение скелета и прогрессивное развитие конечностей привело к увеличению подвижности животного. Приобретение покрова из роговых чешуй позволило ему выйти в более сухие места. И, наконец, накопление большого запаса желтка в яйце и развитие яйцевых и зародышевых оболочек дало животному возможность окончательно освободиться от связи с водой. Только теперь животное смогло выйти на более широкие просторы земной суши, завоевать множество совершенно новых мест в природе. Таким образом, происхождение рептилий покоится на типичном ароморфозе, характеризуемом как поднятием организации на высшую ступень, так и подъемом общей жизнедеятельности и завоеванием новых мест в природе, т. е. расширением среды обитания.

Достижение птицами сильного подъема жизнедеятельности связано с установлением постоянной, и притом весьма высокой,

температуры их тела, что было обусловлено приобретением густого и легкого покрова из перьев, прогрессивным развитием легких с системой воздушных мешков и преобразованием кровеносной системы. Одновременно усилилась и мускульная система, совершенствовались органы зрения и слуха и значительно развился головной мозг. Все это вместе взятое позволило птицам чрезвычайно расширить область своего распространения, быстро менять и захватывать недоступные другим животным места обитания и расселяться далеко в холодные страны. Птицы добывают себе пропитание на земле, на деревьях, в воде и в воздухе. Это означает весьма значительное расширение среды, т. е. типичный ароморфоз.

Значительный ароморфоз лежит и в основе процесса образования млекопитающих. И здесь общий подъем жизнедеятельности связан с приобретением постоянной, и притом высокой, температуры тела, что у млекопитающих связано с приобретением волосного покрова (и иногда — слоя подкожного жира), с прогрессивным развитием легких и кровеносной системы. Сильно развились конечности с их мускулатурой, что позволило млекопитающим перейти к более быстрым формам движения, и особенно сильно развились органы чувств (обоняния и слуха) и головной мозг. Последнее в особенности характерно для млекопитающих, у которых впервые получает большое развитие кора большого мозга как орган, ведающий высшими формами нервной деятельности. Все это, и в частности последнее, дало млекопитающим господствующее положение на суше и позволило им широко по ней расселиться, вплоть до холодных стран (этому способствовало и позднейшее приобретение живорождения). Высокая организация млекопитающих позволила им также вернуться в воду, занять и там прочное положение (китообразные); позволила также перейти к движению в воздухе и начать здесь конкуренцию с птицами (по крайней мере — ночными).

Частные ароморфозы лежат и в основе происхождения некоторых отрядов позвоночных. Ароморфоз сопровождал, по-видимому, образование кистеперых рыб (преобразование плавников, прогрессивное развитие головного мозга и особенно развитие добавочного воздушного дыхания, дававшего рыбе возможность расселиться и в таких водоемах, в которых не всегда имеется достаточное количество кислорода). Некоторый ароморфоз лежит в основе происхождения бесхвостых амфибий, перешедших к более активным формам движения. С ароморфозом было связано образование ископаемых териодонтов (дифференциация зубов позволила расширить использование пищевого материала, прогрессивное развитие конечностей давало большие возможности его добывания), а также развитие ископаемых псевдозухий (увеличение подвижности и, вероятно, совершенствование органов дыхания, связанное с развитием легочных мешков). Из млекопи-

тающих путем некоторого ароморфоза выделились сначала хищные (органы движения и захватывания пищи; также головной мозг), а затем, быть может, и копытные (органы движения). Путем ароморфоза образовались также приматы. Прогрессивное развитие головного мозга и высшей нервной деятельности позволило им использовать многие ситуации и возможности в добывании средств к существованию, не доступные для насекомых, от которых они произошли.

В остальном, однако, следует признать, что большинство отрядов, а также подчиненных групп позвоночных, образовалось путем алломорфоза. Во время дальнейшей эволюции происходила затем более дробная экологическая и географическая дифференциация, главным образом путем теломорфоза, который означает специализацию и ограничение условий жизнеобитания, с максимальным, однако, использованием этих частных условий.

В ароморфозах находит свое высшее выражение творческая сущность эволюционного процесса. Именно здесь создаются совершенно новые формы жизни. Не следует, однако, думать, что это особый способ эволюции, руководимый какими-либо иными процессами, а не процессом естественного отбора, который связан с борьбой за существование, и что он основан на каких-либо иных предпосылках, кроме изменчивости и наследственности. Ароморфные изменения покоятся, как видно из приведенных примеров, обычно на одном каком-либо или немногих частных приобретениях, которые при данных условиях среды сразу привели к крупным преимуществам для организма, поставили его в благоприятные условия размножения, увеличили его численность и изменчивость (в благоприятных условиях существования), тем самым значительно ускорив темп дальнейшей эволюции всего организма в целом.

Так, в основе ароморфоза, приведшего к развитию кишечно-полостных, лежит только частный процесс образования первично-кишечной полости. В основе образования червеобразных — переход к активному ползанию. Развитие высших червей определилось появлением вторичной полости тела. Членистоногие приобрели конечности и твердые покровы (благодаря развитию органов дыхания). Хордовые животные обязаны своим прогрессом приобретению мускульной метамерии. Позвоночные — приобретению прочного внутреннего скелета. Прогресс рыб связан с образованием челюстей. У рептилий прогрессивное развитие обусловлено развитием крупных яиц с яйцевыми и зародышевыми оболочками. В основе ароморфоза, приведшего к развитию птиц, лежит такое, казалось бы, ничтожное приобретение, как покров из перьев, давший возможность установить постоянную температуру тела (все приспособления к полету сами по себе означали бы лишь алломорфоз). Точно так же и млекопитающие заняли столь высокое положение благодаря подобному же ничтожному

приобретению — развитию волосяного покрова. Все остальное связано уже с вытекавшим отсюда повышением интенсивности обмена. Именно это дало возможность перейти к большей активности в движениях, в преследовании добычи, а следовательно, и в нервной деятельности. Позднейшее приобретение живородности могло также быть полностью использовано лишь при условии постоянной температуры тела, и это же позволило животному реализовать возможность заселения более холодных стран.

Нет ничего принципиально нового в тех процессах, которые связаны с ароморфозом. Необходимо лишь отметить, что некоторые, даже незначительные, изменения организации приобретают в известных условиях среды иногда исключительно большое значение, сразу открывая перед организмом широчайшие возможности расширения сферы своей деятельности. Возникновение и использование организмом таких новоприобретений предполагает наличие известной пластичности и, естественно, возникает вопрос, может ли специализированный организм приобрести некоторые принципиально новые признаки организации, которые поставят его сразу в иное соотношение с условиями среды.

Мы видели, что специализированный организм обычно способен измениться лишь в направлении дальнейшей специализации. В силу всей своей специальной организации, связанной сложнейшей системой биологических координаций в одно целое (через посредство факторов данной ограниченной среды), животное не может выйти за пределы этой среды. Если, однако, организм не слишком специализирован, то он, очевидно, еще может утратить известные черты своей специализации и одновременно упростить свои отношения с данной средой (катаморфоз) или постепенно перейти в несколько иную среду (алломорфоз). Мало специализированные организмы легче переходят из одной среды в другую (алломорфоз), и нельзя отрицать возможности выхода таких организмов из известной ограниченной среды в более широкую.

Уже Э. Коп в своем учении о «неспециализированности» отметил значение мало специализированных форм в прогрессивной эволюции: «Высоко развитые или специализированные типы одного геологического периода вовсе не являются предками типов следующих периодов, а последние всегда происходят от мало специализированных типов предыдущих времен».

Мы должны подчеркнуть значение данных палеонтологии в этих вопросах и не можем не согласиться с выводами Э. Копы о значении малоспециализированных форм для дальнейшей эволюции. Более универсальные, неспециализированные формы, не обладая нигде преимуществами специализированных, находятся всегда в условиях бесконечно тяжелой борьбы с окружающей их

средой (в том числе с врагами), но в этой борьбе они непрерывно совершенствуются. Именно неспециализированные организмы, попадая вследствие приобретения известного преимущества общего характера в благоприятное положение в разнообразной среде, быстро размножаются и быстро дают начало многим новым формам. Эти выводы доказаны всей суммой наших знаний.

С другой стороны, мы не будем отрицать возможности известной деспециализации не слишком специализированных животных. Мы только не будем говорить в этом случае об «омоложении», чтобы не вводить в заблуждение относительно значения аналогий с индивидуальным жизненным циклом организма. И, кроме того, не будем связывать деспециализации с представлением об обратимости эволюции. При деспециализации эволюция не идет вспять по прежнему пути и не приводит к восстановлению прежних состояний.

Деспециализация основывается на явлениях недоразвития специализированных органов либо даже на явлениях общего недоразвития (катаморфоз и, в частности, гипоморфоз). Мы знаем несомненные факты и того и другого. Установить значение этих процессов в геологическом прошлом нелегко, так как общий катаморфоз может быть связан с реальным отсутствием взрослых промежуточных форм (в случае гипоморфоза, т. е. установления постоянной неотении). Факт отсутствия переходных форм между крупными подразделениями животного царства, по крайней мере, не противоречит сделанному предположению.

Наконец, нельзя не отметить, что если организм приобретает в результате ароморфоза действительно заметное преимущество в борьбе за существование, то его дальнейшая эволюция должна идти в благоприятных условиях размножения (и изменчивости) с исключительной скоростью до тех пор, пока сгущенность населения не приведет к обострению конкуренции. Эта быстрота ароморфных изменений также не способствует сохранению палеонтологических остатков (вследствие кратковременности существования промежуточных форм).

Как бы то ни было, ароморфозы представляют собой очень важные преобразования, связанные с установлением совершенно новых соотношений между организмом и средой. Мы их рассматриваем как важнейшие узловые точки в процессе эволюции организмов, знаменующие подъем на высший уровень организации и установление новых путей для дальнейшей эволюции.

Существенной особенностью ароморфных преобразований является широкий характер соответствующих адаптаций и коадаптаций, значение которых не исчерпывается данной частной средой, в которой развивается организм. Отсюда длительное значение этих преобразований в истории организмов и их постоянное накопление в организации прогрессивных ветвей животного цар-

ства (о филетической аккумуляции адаптаций, а также реакционных и корреляционных систем общего значения — Шмальгаузен, 1938а).

6. Эпиморфоз

Мы рассмотрели типичные пути эволюционного процесса, характеризующиеся сменой соотношений в изменениях организма и среды. Под ароморфозом мы понимаем повышение организации, связанное с расширением среды для организма. Можно представить себе беспредельное расширение среды, т. е. не только расселение организма по всей поверхности земного шара, где жизнь вообще только возможна, но и использование всех жизненных ресурсов. Такой организм займет совершенно особое положение, так как он возвысится над всеми организмами, овладеет всей средой и подчинит ее своим потребностям. Такой высший этап ароморфного развития вносит, следовательно, нечто принципиально новое — господство над условиями среды. Поэтому мы предлагаем для этого этапа развития органических форм термин «эпиморфоз». Само собой разумеется, что овладеть всей средой может (в определенную геологическую эпоху) только один вид организмов, так как овладение всей средой означает господство над остальными организмами. Этот последний мыслимый этап эволюции достигнут в настоящее время человеком.

Морфологическое становление человека, определившее его положение в природе, связано, прежде всего, с развитием головного мозга. Именно это развитие головного мозга позволило выйти предкам человека из леса в открытые степные и горные местности, где он вступил в открытую борьбу с многочисленными животными. Этот типичный ароморфоз был связан с приобретением прямохождения и вытекающими из этого последствиями (форма позвоночника, строение таза и конечностей, положение головы, освобождение передних конечностей). Из этих последствий наиболее важным оказалось освобождение рук (Ф. Энгельс), которые при наличии высокого развития коры большого мозга были использованы не только для защиты, изготовления жилища, добывания пищи, но и для изготовления вспомогательных орудий, заменявших человеку добавочные органы защиты и нападения. Это использование руки для изготовления орудий труда и новые формы самого труда дали человеку широкие возможности овладения средой. Именно это обстоятельство и является основной характеристикой данного эпиморфоза. Поскольку человек произошел от стадных животных, общавшихся между собой посредством условных сигналов, он перешел к совместным формам жизни и труда, при которых сигнализация звуками получила особое развитие в виде членораздельной речи. Это последнее сделало возможной передачу опыта от одной особи к другой и его накопление путем передачи из поколения в поколе-

ние. Так зародилась человеческая культура, получившая затем более прочные формы с возникновением письма в виде системы условных изображений и знаков. Общественные отношения человека определяли затем его дальнейшее развитие как члена данного коллектива. Благодаря своей культуре и социальным формам труда человеку удается постепенно овладеть всеми жизненными ресурсами земли и даже увеличивать их продукцию соответственно своим потребностям. Вся внешняя среда оказывается подчиненной человеку.

Эпиморфоз как наиболее яркое выражение биологического прогресса на высшем его уровне обусловил становление человека и дал ему необходимую базу для развития совершенно новых соотношений с окружающей средой. На этой высшей биологической основе шло затем дальнейшее развитие человека, определяемое принципиально отличными социальными факторами, творческое значение которых впервые было вскрыто гением К. Маркса.

Подводя теперь итоги нашему рассмотрению, мы можем кратко охарактеризовать смену соотношений между организмом и средой в их специфике, выражаемой в различных путях адаптиоморфоза.

Ароморфоз является выражением очень быстрого изменения соотношений между организмом и разнообразной средой, при большой пластичности самого организма, давшего новую адаптацию более широкого значения, благодаря которой организм мог активно расширить место и условия своего существования. Показатель яркого прогресса, связанного с поднятием всей организации на высший уровень.

Эпиморфоз является высшей ступенью ароморфоза.

Алломорфоз есть выражение изменения соотношений между организмом и определенной средой, при смене последней и достаточной пластичности самого организма, приобретающего новые адаптации, вполне соответствующие новым условиям данной среды.

Теломорфоз есть выражение изменения соотношений между организмом и средой, при постепенном ограничении последней и утере пластичности самого организма, приобретавшего лишь весьма специальные адаптации (специализация).

Гиперморфоз — выражение быстрого изменения соотношений между организмом и средой, при потере пластичности самого организма, отстающего в темпе своих изменений от изменения среды. Показатель биологического регресса, ведущего к депрессивному вымиранию.

Катаморфоз является выражением изменения соотношений между организмом и средой при упрощении строения и восстановлении пластичности самого организма (через увеличение плодовитости и утерю признаков специализации). При быстром

изменении среды может привести к дегенеративному вымиранию.

Гипоморфоз означает частный случай катаморфоза, определяемый общим недоразвитием организма.

Мы рассмотрели различные возможные пути эволюционного процесса и видели, что они определяются сменой соотношений между организмом и средой. Теперь нам надлежит подвергнуть разбору вопрос о том, каким образом устанавливается определенная смена соотношений. Если в этой смене соотношений решающим фактором является естественный отбор наиболее при данных условиях преуспевающих особей, то чем обусловлено то, что в одних условиях соотношения между организмом и средой изменяются в одном направлении (например, в сторону сужения среды для организма при теломорфозе), в других условиях эти соотношения изменяются в обратном направлении (в сторону расширения среды для организма при ароморфозе). Иными словами, мы должны установить, какие причины определяют направление естественного отбора и соответственно типичные пути эволюционного процесса, выражаемые в алломорфозах, теломорфозах, гиперморфозах, катаморфозах, ароморфозах (и в эпиморфозе).

Пути эволюции при соотносительных изменениях внешней среды и организма

Пути эволюции (адаптациоморфоз)	Изменение внешней среды	Изменение организма	Последствия
1	2	3	4
1. Алломорфоз	Смена одной среды на другую, равноценную	Замена одних приспособлений другими	Биологическое процветание
2. Теломорфоз	Смена среды на более узкую	Специализация, т. е. детализация приспособлений и их одностороннее развитие	Биологическая стабилизация и утрата пластичности
3. Гиперморфоз	Быстрое изменение среды	Переразвитие (инадаптивные изменения — непропорциональное увеличение размеров)	Вымирание
4. Катаморфоз (Гипоморфоз)	Упрощение среды Задержка в среде обитания личинки	Деспециализация, т. е. утрата приспособлений (Нedorазвитие)	Возможность новых путей эволюции
5. Ароморфоз	Быстрая смена среды на более широкую	Поднятие организма на высшую ступень и повышение жизнедеятельности. Развитие новых приспособлений широкого значения	Биологический расцвет и расселение
6. Эпиморфоз	Максимальное расширение среды	Высшее развитие головного мозга и активность организма	Биологический расцвет и расселение

Глава VI

БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ
И ЭЛИМИНАЦИЯ В ИХ ЗНАЧЕНИИ
ДЛЯ УСТАНОВЛЕНИЯ ПУТЕЙ ЭВОЛЮЦИИ

1. Элиминация и отбор

Нам надлежит несколько уточнить обычное определение некоторых понятий, и прежде всего, понятий естественного отбора и борьбы за существование. Борьбу за существование мы будем понимать в дарвиновском широком смысле: «Я должен предугадать, что применяю этот термин в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в оставлении после себя потомства. Про двух животных из рода *Canis* в период голода, можно совершенно верно сказать, что они борются друг с другом за пищу и жизнь. Но и про растение на окраине пустыни также говорят, что оно ведет борьбу против засухи, хотя правильнее было бы сказать, что оно зависит от влажности. Про растение, ежегодно производящее тысячу семян, из которых в среднем выживает лишь одно, еще вернее можно сказать, что оно борется с растениями того же рода и других, уже покрывающими почву. Омела зависит от яблони и еще нескольких деревьев, но было бы натяжкой говорить о ее борьбе с ними потому только, что если слишком много этих паразитов вырастет на одном дереве, оно захиреет и погибнет. Но про несколько сеянков омелы, растущих на одной и той же ветви, можно совершенно верно сказать, что они ведут борьбу друг с другом. Так как омела расселяется птицами, ее существование зависит от них, и, выражаясь метафорически, можно сказать, что она борется с другими растениями, приносящими плоды, тем, что привлекает птиц пожирать ее плоды и, таким образом, разносит ее семена. Во всех этих значениях, нечувствительно переходящих одно в другое, я, ради удобства, прибегаю к общему термину «борьба за существование»¹.

Несомненно, что понятие «борьба за существование» требует расчленения. Общеизвестна попытка Л. Моргана, воспринятая и развитая Л. Плате, который различает:

1) конституциональную борьбу, т. е. борьбу с физическими условиями среды (температура, кислород, вода и т. п.) или климатом в широком смысле; 2) межвидовую борьбу особей разных

¹ Происхождение видов, гл. III.— Ч. Дарвин. Соч., т. III. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 316.

видов, использующих друг друга в виде пищи, либо соревнующихся друг с другом из-за пищи и других жизненных условий; 3) внутривидовую борьбу или состязание особей одного вида за пищу, за размножение (реже наблюдается непосредственная борьба и даже уничтожение друг друга особями одного и того же вида). Эта классификация не имеет особенно большой ценности для понимания эволюции, так как она основана на формальных моментах, не всегда имеющих значение в определении направления естественного отбора. Все же нам неизбежно придется пользоваться в дальнейшем изложении указанным расчленением понятия борьбы за существование. Мы, однако, будем строго различать в межвидовой борьбе прямое уничтожение (использование в виде пищи) и конкуренцию с другими видами, так как эти формы борьбы приводят к совершенно различным результатам. Конечно, то же различие мы проводим и в отношении внутривидовой борьбы; так как, однако, нормально последняя ограничивается соревнованием, мы фиксируем здесь все наше внимание именно на последнем.

В дарвиновском смысле борьба за существование совершенно универсальна. Она никогда не прекращается, даже и в оптимальных условиях существования. Борьба за существование тесно связана с естественным отбором, т. е. переживанием более приспособленных особей и гибелью менее приспособленных. При этом само переживание имеет значение лишь постольку, поскольку оно обеспечивает оставление достаточного для сохранения вида (в данных условиях) потомства. Если естественный отбор представляет собой необходимый результат борьбы за существование, то это не значит, что эти понятия могут употребляться на равных основаниях. Борьба за существование не всегда ведет к естественному отбору. В борьбе организмов за существование они могут подвергаться случайной массовой гибели, имеющей стихийный характер. При этом гибнут все особи, попадающие в сферу действия данной стихии. Никакого отбора в этом случае не произойдет. С другой стороны, некоторые изменения в составе популяции и в строении типичной особи возможны и независимо от естественного отбора и борьбы за существование (Гулик). Это результат накопления безвредных мутаций, подвергающихся затем различным рекомбинациям. При этом одни мутации могут случайно выпадать, другие получать преобладание в популяции. Такие генетико-автоматические процессы (Дубинин), называемые также «дрейф» или «эффект С. Райта», не могут, однако, получить прочного значения в эволюции, — это процессы временного характера. Всякое накопление индифферентных признаков имеет лишь временный характер, так как все такие признаки (пока они индифферентны) разрушаются в дальнейшем процессе мутирования. Вследствие того, что естественный отбор действует через элиминацию, индифферентные признаки, как сказа-

но, всегда накаплиются и дают множество различных индивидуального характера. В условиях изоляции они могут стать отличительными признаками мелких таксономических подразделений (географических рас, подвидов). Накопление индифферентных признаков приобретает большее значение в том случае, если они связаны корреляциями с полезными признаками, и тогда они могут сохраниться в качестве видовых различий или даже перейти в состав характеристики рода.

Совершенно автоматически при случайной гибели отдельных особей будет идти и накопление более плодовых особей внутри популяции, особенно при большой цифре гибели, так как в этом случае более вероятно сохранение хотя бы одной особи из большого помета, чем из малого.

Под естественным отбором мы будем понимать *избирательное сохранение известных особей в их потомстве*, т. е. переживание и оставление потомства особями, которые чем-либо отличаются от уничтоженных или не оставивших потомства. Таким образом, мы разумеем под отбором положительный результат борьбы за существование, а не отрицательный, выживание, а не уничтожение. Это весьма важное ограничение, избавляющее нас от многих ошибок. Мы не будем говорить в дальнейшем о формах, «уничтоженных» естественным отбором, а только о сохраняемых или о созданных в этом процессе формах. Для обратной стороны естественного отбора — уничтожения особей, не приспособленных к данным условиям существования, — мы будем вместе с К. Тимирязевым и Л. Морганом применять другой термин — «элиминация»¹. Естественный отбор осуществляется только через элиминацию отдельных особей данного вида и без нее немыслим. Это чрезвычайно важно отметить, так как при этом сразу выступает ошибочность представления о том, что в процессе эволюции происходит отбор только полезных признаков. Если бы естественный отбор даже и мог оказывать непосредственное влияние на развитие отдельных признаков (в предположении их независимости друг от друга, подобно соотношениям в мозаичной структуре), то и тогда это было бы неверно. В действительности происходит элиминация целых особей с вредными в данных условиях признаками, т. е. для размножения сохраняются особи с полезными и индифферентными признаками. Вместе с тем теряет всякий смысл и спор о том, могут ли незначительные положительные мутации иметь селекционное значение. Не только малые положительные, но и индифферентные мутации всегда будут накапливаться в популяции. Можно спорить лишь об элиминационном значении небольших отрицательных мутаций. По-

¹ В недавно вышедшей книге Рейнига [W. F. Reinig. «Elimination and Selection», 1938] термин «элиминация» употребляется, к сожалению, в существенно новом смысле для обозначения случайной утраты аллелей.

скольку на практике индифферентные или мало вредные мутации встречаются неизмеримо чаще, чем полезные, то и в процессе эволюции, на первых, по крайней мере, этапах видообразования, всегда преобладают явления накопления индифферентных (точнее — мало выраженных отклонений) признаков. Так как естественный отбор всегда поконит на явлениях элиминации, то и формы естественного отбора как творческого начала эволюции зависят от различных форм элиминации. Поэтому для понимания закономерностей эволюционного процесса приобретает особенно большое значение анализ различных форм элиминации. Л. Плате различает катастрофальную и индивидуальную элиминацию. Избирательное, т. е. селекционное, значение имеет последняя, которую автор подразделяет на элиминацию неживыми силами, врагами и особями того же вида.

Сначала разберем, однако, вопрос о значении различных элиминирующих факторов, т. е., иными словами, вопрос об элиминирующем значении разных форм борьбы за существование. Мы можем различать абиотические и биотические элиминирующие факторы (первые характеризуют конституциональную борьбу, вторые — межвидовую и внутривидовую). Абиотическими элиминирующими факторами являются чрезмерно низкая или, реже, высокая температура, **чрезмерно низкая или, реже, высокая влажность**, механические воздействия (бури, дождь или потоки воды); для водных животных, кроме того, недостаток кислорода, ненормальный солевой состав водной среды, механические воздействия (прибой). Биотическими элиминирующими факторами являются хищники, паразиты, патогенные микроорганизмы (прямая борьба), с одной стороны, и вневидовые (межвидовая конкуренция) и особенно внутривидовые конкуренты, — с другой. Последние факторы (конкуренты) ведут обычно лишь к частичной элиминации через ослабление организма и снижение его плодовитости, и редко — непосредственно к гибели особи.

Я различаю пять основных форм элиминации: 1) прежде всего *общую*, или неизбирательную, элиминацию (стихийную, постоянную или периодическую) и 2) *индивидуальную*, или избирательную, элиминацию (абиотическими или биотическими факторами); кроме того: 3) *возрастную* (общую или индивидуальную) элиминацию на стадии яйца, эмбриона или личинки в молодом возрасте — или в половозрелом состоянии; и, наконец, 4) *прямую* элиминацию (физическими факторами среды или биотическими, т. е. непосредственное истребление врагами), которая может быть общей или индивидуальной, а также возрастной, и 5) *косвенную* элиминацию, т. е. полное или частичное устранение от размножения в результате конкуренции за пищу (через голод), за спаривание, за выведение потомства. Эта форма элиминации может быть возрастной, но имеет всегда характер индивидуальной элиминации.

Эти основные формы элиминации разнообразно между собой комбинируются. Можно различать и другие более частные формы. Однако мы здесь не будем рассматривать все виды элиминации и все возможные их комбинации, а остановимся лишь на наиболее характерных сочетаниях, имеющих основное значение в определении различных форм адапациоморфоза.

Общая элиминация

Под общей элиминацией мы понимаем неизбирательное уничтожение особей, при котором особи, сохраняемые для размножения, ничем существенным не отличаются от особей уничтожаемых. Это уничтожение зависит от случайных причин различного порядка и происходит, вообще говоря, в очень большом масштабе.

Стихийная элиминация. Сюда мы относим уничтожение масс особей при катастрофах — засухах, пожарах, наводнениях, извержениях вулканов, когда множество жизней гибнет совершенно независимо от их приспособленности или неприспособленности к нормальным условиям данной среды. Подавляющая сила стихии уничтожает без разбора все особи растений и животных, за исключением тех, которые могут своевременно покинуть данную территорию (например, птицы могут улететь). У многих животных каждая зима приводит к колоссальному и часто неизбирательному уничтожению. В общем это массовое уничтожение носит довольно случайный характер и не играет большой роли в процессе эволюции. Лишь в том случае, когда подобные же явления не имеют стихийного характера для данных организмов, т. е. если при засухе или наводнении гибнут не все особи, то они могут привести к селективной элиминации и дальше к выработке приспособлений для защиты от засухи или для переживания наводнения. Так, например, при раннем высыхании весенних водоемов гибнут все личинки амфибий, находящиеся в данном водоеме, однако многие беспозвоночные и простейшие при этом не гибнут, переживают высыхание в состоянии анабиоза и вновь оживают после дождей или после весеннего таяния снегов. При более позднем высыхании водоемов, когда уже начинается метаморфоз амфибий, оно теряет значение стихийной силы, связанной с общей элиминацией, и для этих животных начинается отбор особей с более ранним метаморфозом, т. е. с ускоренным развитием или с более ранним размножением.

Постоянная общая элиминация. Под постоянной элиминацией общего характера мы понимаем гибель особей от случайных причин, не имеющих избирательного характера. Гибель главной массы жизней является делом случая. Нередко бывает случайное уничтожение особей абиотическими факторами (например, смывание дождем личинок насекомых), но гораздо

большее значение имеет случайное неизбирательное уничтожение другими организмами. Это последнее имеет место во всех тех случаях, когда хищник обладает подавляющей силой по сравнению с жертвой и она не имеет, следовательно, никаких средств защиты по отношению к данному хищнику. Таково, например, в большинстве случаев истребление гусениц птицами или истребление планктона и рыбных мальков другими рыбами. Сюда же относится и гибель огромного количества яиц и личинок паразитов, не попавших в подходящего хозяина. Наконец, и вообще истребление мелких беспозвоночных позвоночными обычно имеет такой же характер.

Противники теории Дарвина постоянно подчеркивают случайный характер отдельных смертей и основывают на этом свое мнение о недействительности естественного отбора. Однако как бы ни был вообще велик процент гибели особей от случайных причин, он не может устранить действия естественного отбора, если хотя бы некоторые элиминирующие факторы имеют все же избирательное значение. Большой процент гибели от случайных причин может лишь замедлить действие избирательной элиминации врагами, климатом, и т. п., но не может его устранить.

С другой стороны, хотя постоянная общая элиминация и зависит от случайных причин и не имеет избирательного значения для данного поколения особей, она все же приводит уже в следующем поколении к отбору на большую плодовитость. При всяком случайном истреблении больше шансов оставить какое-либо потомство имеют те особи, которые за такой же отрезок времени произвели более многочисленное потомство, т. е. более плодовитые и раньше созревающие. В этом случае всегда больше вероятности, что из тысяч потомков одной особи уцелеют хотя бы единичные экземпляры, чем из какого-нибудь десятка или сотни потомков другой особи, которые могут быть полностью уничтожены. Если в данной популяции имеются даже немногие очень плодовитые особи, то их потомство и без всякой элиминации скоро получит преобладание в непрерывно растущей популяции. При наличии общей элиминации этот процесс пойдет, однако, значительно быстрее. Без элиминации возрастание численности популяции дошло бы очень скоро до максимального предела, допускаемого жизненными ресурсами окружающей среды. При этом началась бы жесткая конкуренция, приводящая, как мы увидим далее, к диаметрально противоположному результату.

Таким образом, постоянная общая элиминация означает отбор на максимальную плодовитость. Так как этот род элиминации имеет совершенно универсальное значение,—от случайных причин гибнут любые организмы, то, казалось бы, можно сделать заключение, что эволюция всех организмов идет в сторону повышения плодовитости. Однако это было бы неверное заключение, так как имеются и другие формы элиминации, которые,

наоборот, ведут к снижению плодовитости. Окончательный результат зависит от взаимодействия многих факторов.

Как правило, эволюция будет идти по пути повышения плодовитости у сильно истребляемых форм, для которых пищевые ресурсы при данной численности этих форм практически неисчерпаемы. Очевидно, это относится ко многим насекомым, известным как вредители леса и сельского хозяйства. Это, несомненно, справедливо для многих рыб, служащих пищей другим рыбам. Из млекопитающих это относится ко многим мышевидным грызунам.

Так как общая элиминация не имеет избирательного значения по отношению к характеру организации, то в случае большого удельного веса этой формы элиминации и при отсутствии внутривидовой конкуренции (полная обеспеченность средствами к жизни) значение естественного отбора (на приспособленность) может настолько снизиться, что произойдет довольно беспрепятственное накопление большого числа мутаций.

Изменчивость таких форм значительно возрастет, и возможны даже дегенеративные явления вследствие бесконтрольного накопления мутаций. Такие дегенеративные явления предшествовали иногда вымиранию животных в геологическом прошлом. Нужно думать, что дегенерация явилась следствием отсутствия индивидуальной элиминации и возросшей общей элиминации вследствие появления врага (хищника, паразита) подавляющей мощности или вследствие эпидемических болезней. Результатом общей элиминации (при отсутствии индивидуальной) явится, следовательно, общая дегенерация, или катарморфоз. Наиболее резко выражена общая неизбирательная элиминация у многих паразитов, и дегенеративные явления достигают здесь, как правило, наибольшей глубины.

Периодическая общая элиминация. Периодическая общая элиминация имеет очень большое значение благодаря своей распространенности. Каждую зиму в странах умеренного климата гибнет огромное количество жизней. В жарких странах периодическая элиминация может быть связана с периодом засухи или с периодами дождей. Во всех этих случаях действие периодической элиминации принципиально не отличается от постоянной элиминации и ведет, очевидно, таким же путем к распространению в потомстве наиболее плодовитых особей. Однако имеются и различия. Так как циклы размножения животных протекают периодически и обычно связаны с теми же сезонными изменениями климата, то периодическая элиминация будет захватывать различные стадии онтогенеза особи — зародышевую или личиночную стадию развития, молодую особь до наступления половой зрелости, зрелую особь или особь, уже полностью закончившую функции размножения. В последнем случае элиминация не имеет никакого значения для эволюции дан-

ной формы. В случае же сезонного истребления молодой, незрелой или уже созревшей особи элиминация приобретает возрастной характер.

Общая возрастная элиминация

При возрастной элиминации гибель отдельной особи может иметь такой же случайный характер, как и в описанных выше случаях. Однако в различных возрастах истребленность животного весьма различна. У большинства животных очень велика истребленность их молодежи. Яйца и зародыши иногда хорошо защищены. Впрочем, у многих паразитов яйца гибнут в невероятном количестве вследствие ненахождения адекватных условий для своего развития (то же касается в значительной степени спор и семян растений). Взрослые животные обычно истребляются гораздо менее интенсивно чем молодые. Однако и здесь бывают исключения. Многие насекомые сильно истребляются как раз во взрослом состоянии, между тем как их личинки, находясь в относительно защищенной среде (в земле, под корой деревьев, в стеблях растений) и развиваясь иногда под охраной взрослых особей (муравьи, пчелы и др.), в большинстве выживают. Возрастная элиминация может быть так же неизбирательной по отношению к особям определенной стадии развития, как и общая элиминация, и ведет в сущности к тому же результату — к отбору на плодовитость. Однако повышение плодовитости может достигаться разными путями — увеличением численности однократно производимого потомства либо удлинением периода размножения при его многократности. Именно здесь и сказывается значение возрастной элиминации.

Неизбирательная истребляемость личинок и молодежи. В случае большой истребляемости молодежи больше шансов оставить потомство имеют более плодовитые особи. При этом значение имеет не только численность производимого потомства, но и многократность размножения. Так как при случайной общей элиминации она имеет нередко массовый характер, так что уничтожаются не отдельные особи, а целые кладки или, при неблагоприятных обстоятельствах данного сезона, даже множество кладок, то в случае большой истребляемости молодежи особое значение приобретает именно многократность кладки, т. е. периодичность размножения и возможное удлинение жизни половозрелой особи. Именно такие особи будут иметь наибольшие шансы оставить потомство. Удлинение жизни особей, обладающих длительным ростом, связано с увеличением общих размеров тела. Таким образом, общая, т. е. неизбирательная, элиминация молодежи связана с отбором особей, отличающихся более длительным размножением, а это приводит у форм, обладающих длительным ростом, к филогенетическому увеличению общих размеров тела. Мы видели, что увеличение размеров тела не бы-

вает пропорциональным и получает нередко характер перерастания, т. е. гиперморфоза, сопровождаемого иногда эксцессивным развитием отдельных органов. Таким образом, неизбежная истребляемость молодежи ведет к продлению размножаемости, а у животных с длительным ростом — к увеличению размеров тела и к другим явлениям гиперморфоза (многие динозавры).

Не следует, однако, думать, что при большой истребляемости молодежи эволюция всегда пойдет по пути продления жизни данных животных. Наряду с общей истребляемостью всегда имеется также индивидуальная элиминация, причем не только молодежи, но и взрослых. Это может направить эволюцию по совершенно иному пути. Как мы увидим дальше, индивидуальная элиминация личинок и молодежи приводит, прежде всего, к ускорению развития, а затем также к увеличению размеров и защите яиц, установлению охраны молодежи, развитию живородности. Все это связано с обратным процессом уменьшения истребляемости молодежи.

Истребляемость половозрелых животных. При большой истребляемости половозрелых животных больше шансов оставить потомство имеют особи, которые рано и интенсивно размножаются. Особи, размножающиеся в более позднем возрасте, будут чаще уничтожаться еще до размножения и не оставят после себя потомства. Наиболее вероятно оставление потомства теми особями, которые производят достаточное число яиц или детенышей только один раз в жизни и притом в возможно более раннем возрасте. Следовательно, эволюция будет идти по пути возможно более раннего полового созревания, хотя бы за счет общего недоразвития особи. Естественный отбор рано созревающих особей может привести к различным формам катаморфоза, в том числе и к размножению в личиночном состоянии (постоянножаберные амфибии). Конечно, это не значит, что неизбежная элиминация взрослых особей обязательно приведет к катаморфозу — или гипоморфозу, так как почти всегда имеется и избирательная, т. е. индивидуальная, элиминация, которая может повести эволюционный процесс и в другом направлении, например к увеличению числа неоднократно откладываемых яиц и к защите взрослой особи на это время, т. е. к уменьшению ее истребляемости.

* * *

Как общая элиминация, так и общая возрастная элиминация означают уничтожение по чисто случайным причинам. И хотя такое уничтожение падает на любые особи, т. е. не имеет избирательного характера, оно все же получает избирательное значение в потомстве, так как мало плодовитые генотипы в этом случае будут быстро замещаться более плодовитыми. Если эта

элиминация затрагивает преимущественно неполовозрелую молодь, то в популяции получают преобладание зрелые формы, а больше шансов оставить потомство имеют тогда особи с длительным размножением. Отбор будет идти на увеличение длительности жизни, увеличение числа кладок. Если это животное обладает постоянным ростом, то увеличение длительности жизни будет связано с продлением роста, увеличением общих размеров тела и другими явлениями *гиперморфоза*. Если же неизбежная элиминация падает на половозрелую форму, то в популяции получают преобладание молодые особи, а потомство оставят главным образом рано и интенсивно размножающиеся особи. Раннее созревание может достигаться и при общем недоразвитии, и тогда естественный отбор приведет к *катаморфозу* и *гипоморфозу*. Таким образом, даже общая неизбежная элиминация оказывается все же избирательной благодаря изменению вероятности оставления потомства особями с разной плодовитостью, с разным временем полового созревания и разной длительностью жизни и размножения. Это происходит в силу простых статистических соотношений: чаще сохраняются те генотипы, которые представлены большим числом особей. Все формы общей элиминации связаны с изменениями общего характера, касающимися интенсивности и сроков размножения, а также скорости развития и длительности жизни.

Индивидуальная элиминация

Индивидуальная истребляемость имеет непосредственно избирательный характер. Особи, выживающие и оставляющие потомство, в среднем отличаются по морфологическим и физиологическим признакам от особей истребляемых. При постоянной среде могут истребляться особи, наиболее уклоняющиеся от среднего уровня, и тогда естественный отбор приобретает значение консервативного фактора, поддерживающего неизменность типа. Или, чаще, при изменяющихся условиях истреблению будут подвергаться особи, не приспособленные к новым условиям, и это вызовет изменение среднего типа. Наконец, при наличии разносторонней среды возможно, что известное преимущество получат особи, несколько уклоняющиеся от средней нормы в двух или разных направлениях, а истребляться будут средние формы. Это послужит началом расхождения признаков. Элиминирующие факторы могут быть при этом различные: факторы физические («климат»), физиологические (голод) и биотические (хищники, паразиты, микроорганизмы). Они могут действовать с разной интенсивностью в различных возрастах, могут изменяться по сезонам, а также и в разное время дня и в разные фазы жизнедеятельности (истребление во время добывания пищи или на водопое, во время размножения, насиживания, во время

сна и т. п.). Все это накладывает свой особый отпечаток на борьбу за существование и на естественный отбор. Однако все эти случаи характеризуют типичное переживание наиболее приспособленных к данным условиям существования и, в частности, наиболее успешно сопротивляющихся указанным элиминирующим факторам.

Несмотря на эти различия в элиминирующих факторах и на различия в частных результатах, следует все же отметить одно общее, касающееся любых условий существования и любых организмов. Борьба за существование и индивидуальная элиминация происходит всегда и везде. Даже при искусственно создаваемых постоянных оптимальных условиях внешней среды никогда не прекращается действие естественного отбора, так как борьба за существование определяется не внешними факторами, а соотношениями между средой и организмом. Если бы организация оставалась вполне одинаковой и постоянной, то индивидуальная элиминация, конечно, потеряла бы избирательное значение. При наличии же индивидуальных различий и процессов индивидуальной изменчивости соотношение даже между постоянной средой (чего в природе не бывает) и меняющимся организмом не может оставаться постоянным. Даже в условиях оптимальной среды всегда будет идти элиминация особей, недостаточно приспособленных к этой оптимальной (для нормальной особи) обстановке. Элементарный отбор на жизнеспособность, связанный с элиминацией неблагоприятных мутаций (леталей и полуметалей), происходит всегда и при всех условиях. Это есть основное выражение индивидуальной элиминации особей.

Кроме того, следует различать прямую индивидуальную элиминацию, т. е. непосредственное уничтожение физическими или биотическими факторами, и косвенную индивидуальную элиминацию, т. е. соревнование в средствах добывания пищи между особями, связанное при перенаселении с ослаблением организма вследствие голода, увеличением смертности и уменьшением плодовитости.

Прямая индивидуальная элиминация физическими факторами. Прямая индивидуальная истребляемость может быть вызвана неблагоприятными физическими факторами внешней среды: крайними для данного организма температурами, недостатком воды или влажности, или, наоборот, чрезмерной сыростью, ветрами (унос в море летающих насекомых), течением воды, прибоем и т. п. Все это — выражения конституциональной борьбы за существование, по классификации Л. Плате. Она ведет к переживанию особей, наиболее защищенных от указанных неблагоприятных влияний внешней среды, т. е. либо наиболее стойких, либо способных вовремя избегнуть неблагоприятных влияний. При смене сред это приведет к эволюции по пути алломорфоза. Интенсивность элиминации при кон-

ституциональной борьбе совершенно независима от численности, особей в популяции (т. е. не зависит от «перенаселения»): холод или жара переносятся одинаково тяжело как одной особью, так и многими.

Прямая элиминация обостряется в известное время года, а также на некоторых территориях. Так как решающее значение имеют более резкие отклонения в факторах внешней среды, то конституциональная борьба приобретает особое значение в странах умеренного и холодного климата зимой. Летнее перегревание приобретает большое значение в субтропических пустынях, где почва иногда сильно накаляется. В тропических странах от перегревания иногда очень страдают пресноводные животные, так как оно связано с недостатком кислорода. В пустынях, степях и на многих островах резко сказывается недостаток пресной воды. Летнее высыхание весенних пресноводных бассейнов также ставит многие организмы в положение тяжелой конституциональной борьбы (для других оно может иметь и стихийный характер).

Вообще, наиболее резки колебания факторов внешней среды в странах с континентальным климатом. Очень жестки они в высокогорных областях и, конечно, в полярных странах. Гораздо более мягкие условия имеются в лесистых долинах, в странах с морским климатом. В морской воде колебания физических факторов вообще не столь значительны, как на суше, особенно в умеренных и теплых странах. Наиболее постоянны условия существования в глубинах морей, в спокойной воде, при постоянной температуре и солености и в постоянной темноте, нарушаемой лишь свечением самих животных. Особенно резкие формы принимает прямая элиминация морских животных в зоне прибой и в полосе, затопляемой приливами. Во всех этих случаях гибнет масса жизней. Большею частью это идет за счет менее стойких особей, более чувствительных к данным физическим факторам.

Переход от одних геологических периодов к другим сопровождался иногда значительными изменениями в распределении суши и моря, что было связано и с резкими изменениями климата. Кроме того, происходили и еще более крупные изменения климата, охватывавшие, быть может, всю поверхность земли. Таковы ледниковые эпохи, надвигавшиеся во время пермского и затем во время четвертичного периода. Охлаждение, конечно, сказывалось не только непосредственно, более низкими температурами воздуха и воды, но и косвенно. В особенности большое значение имело удлинение времени зимнего снежного покрова. С этим связано и сокращение летнего периода, в течение которого происходит вегетация растений и размножение животных. Интенсивные горообразовательные процессы, связанные с усилением вулканической деятельности, приводили также к зна-

чительным изменениям климата (частью, быть может, в связи с увеличением содержания углекислоты в воздухе).

Все такие изменения физических факторов среды неизбежно влекли за собой обострение прямой элиминации менее стойких форм, приводившее к вытеснению одних форм растений и животных и к распространению других. На грани многих геологических периодов происходили весьма резкие смены целых фаун, и трудно объяснить такие изменения чем-либо иным, кроме изменений в физических факторах среды (которые влекли крупные пертурбации в биотических условиях существования).

Примерами индивидуальной элиминации физическими факторами могут служить: 1) унос ветрами в море летающих насекомых на небольших островах; результатом такой элиминации является развитие нелетающих бескрылых насекомых (острова Мадейра, Кергелен); 2) снос и разбивание силой прибоя малоподвижных морских животных; результатом является развитие панцирей, прятание в щелях и трещинах, развитие органов прикрепления (присоска рыбки *Lepadogaster*, прочно сидящие моллюски — *Patella*, усоногие раки — *Balanus* и *Lepas*); 3) снос речной водой в море планктонных личинок; результатом являются крупные яйца, их прикрепление и прямое развитие у пресноводных кольчатых червей (олигохет и пиявок) и раков (обыкновенный речной рак *Astacus*, *Palaemonetes*) и развитие органов прикрепления у многих личиночных форм (поденки — по Доддсу и Хизо; цит. по: Кашкаров, 1938); 4) засыхание населения небольших пресных водоемов, в результате развиваются цисты простейших, яйца и почечки с прочными оболочками (зимние яйца коловраток и жаброногих раков, геммулы бадяг, статобласты мшанок), способность зарываться в ил и переходить в состояние анабиоза; 5) гибель зимой от холода и голода; в результате развиваются средства защиты — зарывание в норы, прятание в пещерах и дуплах, а также спячка и анабиоз (многие пауки и насекомые, наземные моллюски, амфибии, рептилии, многие грызуны и насекомоядные, рукокрылые, а отчасти и хищные, как, например, медведь).

Прямая индивидуальная элиминация биотическими факторами. Прямая индивидуальная истребляемость может быть вызвана также и биотическими факторами — хищниками, паразитами, патогенными микроорганизмами. Это является выражением межвидовой борьбы за существование по классификации Л. Плате. Она ведет к переживанию наиболее защищенных активными и пассивными средствами защиты против хищников и паразитов, а также к переживанию наиболее иммунных против болезней особей. Как общее правило, это ведет к эволюции по пути алломорфоза.

Интенсивность элиминации при этой межвидовой борьбе находится в обратной зависимости от численности особей в данной

популяции. Чем больше в ней особей, тем менее острой является борьба с хищниками и паразитами (конечно, при равном числе последних).

Прямая элиминация биотическими факторами имеет огромное значение. Прежде всего, как известно, мир животных существует только за счет уничтожения растений. Кроме того, множество животных питается другими животными. При сложных взаимоотношениях между различными организмами устанавливаются «цепи питания» (Шелфорд и Ч. Элтон), ведущие от мелких растительноядных животных ко все более крупным хищникам (например, в Северном море: диатомовые водоросли в планктоне — веслоногие рачки *Pseudocalanus* — рыбка *Ammodytes* — сельдь — акулы и морские птицы). Если исходная растительноядная форма крупнее, то число звеньев в такой цепи меньше, так как хищник всегда крупнее своей жертвы (и его численность — меньше). В цепях питания паразитов отношения обратные, т. е. величина сверхпаразита всегда меньше величины паразита. Эти отношения связаны с прямой межвидовой борьбой за жизнь.

Уничтожение биотическими факторами имеет далеко не всегда избирательное значение, как об этом уже говорилось. В особенности это касается растений, в большинстве своем не обладающих достаточно серьезными средствами защиты от животных. Однако наравне с этим имеется и индивидуальная элиминация, которая приобретает у высших животных все большее значение, при этом уничтожаются более заметные, хуже укрывающиеся, менее защищенные или менее подвижные особи.

В связи с числовым соотношением в цепях питания, прямая элиминация наиболее интенсивна в низших звеньях цепи. Для высшего звена прямая элиминация биотическими факторами почти отпадает: крупный хищник не имеет прямых врагов (кроме, однако, паразитов и болезней).

Примерами такой элиминации биотическими факторами могут служить: 1) истребление насекомых и их личинок птицами; так как птицы в поисках пищи руководствуются в основном зрением, то истребляются более заметные насекомые; в результате у насекомых развиваются покровительственные окраска, рисунок и форма в связи с соответствующими инстинктами; иногда ядовитость или защитные вооружения (жало); мимикрия; 2) истребление рыб хищниками (главным образом рыбами же); развились средства пассивной защиты (панцырь из костных чешуй, колючки, покровительственная окраска) вместе с соответствующими инстинктами, а также иногда и орудия активной защиты (ядовитые железы, игла на хвосте у морского kota Тругон, электрические органы, быстрота и увертливость в движениях); 3) истребление млекопитающих хищниками; в результате развились средства пассивной защиты (панцырь панголина, броне-

носцев, иглы ежа, тенрека и дикобраза; скрытый и ночной образ жизни большинства насекомых, рукокрылых и грызунов), либо средства активной защиты (быстрый бег, крупная величина и сила и нередко рога у копытных; стадные инстинкты).

Косвенная индивидуальная элиминация. Индивидуальная истребляемость может быть вызвана также физиологическим фактором — голодом. При ограниченности пищевых ресурсов для данного вида животных численность последних ограничивается известным пределом. Всякое приближение к этому пределу связано с нехваткой пищи для большинства особей. Интенсивность голода прямо пропорциональна численности популяции. Сюда относится та единственная форма борьбы за существование — косвенная борьба или конкуренция (главным образом внутривидовая, но частично и межвидовая), которая зависит от перенаселения, не соответствующего данным пищевым ресурсам. Особенно большое значение имеет периодическая (зимняя) голодовка многих животных. В отличие от предыдущих форм индивидуальной элиминации, мы здесь не имеем прямой борьбы организма с врагами или с физическими факторами климата и непосредственного уничтожения менее приспособленных особей. Имеется лишь ослабление организма вследствие голода, а это, в свою очередь, ведет к усиленному истреблению другими абиотическими (климат) и биотическими (хищники, паразиты, болезни) факторами или, во всяком случае, к снижению плодовитости и вытеснению менее приспособленной формы в потомстве. Все же и в этом случае достигается принципиально тот же самый результат — отбор особей, наиболее приспособленных к определенным условиям существования, в данном случае — отбор особей, наиболее успешно добывающих себе пропитание и наиболее экономно его использующих. Так как при дифференциации и специализации по роду пищевого материала использование последнего делается более совершенным, а конкуренция между расходящимися формами снижается, то косвенная элиминация и ведет к прогрессивной специализации (теломорфоз). При конкуренции, связанной с нехваткой пищевого материала, т. е. ведущей к голодовке, приобретает большое значение истощение организма, обусловленное интенсивным образованием половых продуктов. Поэтому известные преимущества во внутривидовой борьбе за существование приобретают менее плодовитые особи (как менее истощаемые). Сильнее сказывается истощение материнского организма в случае откладывания крупных яиц с большим запасом желтка и в особенности при наличии заботы о потомстве (насиживание, кормление детей) и живорождения. В этих случаях увеличение численности популяции и вытекающая отсюда конкуренция за жизненные средства приведет к естественному отбору менее истощенных и, следовательно, менее плодовитых особей в смысле сокращения числа

одновременно откладываемых яиц или рождаемых детенышей. Таким образом, перенаселение ведет к сокращению плодовитости, а это является вторым, после специализации, типичным результатом косвенной элиминации и, в частности, конкуренции (многие птицы и млекопитающие; в частности, хищные).

Рассуждая таким образом, мы имели в виду внутривидовую конкуренцию между сильно размножающимися особями одного вида. То же самое касается, однако в менее острой форме, и межвидовой конкуренции, поскольку и она ведет к тому же результату — исчерпанию пищевых ресурсов и голоданию. Различие лишь в том, что если в такой борьбе и связанной с нею специализации одна форма получит известные преимущества перед другой, то начнется быстрое вытеснение второй формы. В данном случае преимуществом явится и большая плодовитость (при прочих равных условиях, т. е. при максимальной экономичности обмена) и в особенности большая выживаемость молоди. Если конкурирующие формы занимают одну и ту же область распространения, то это приводит к быстрому вымиранию менее приспособленного вида (групповая элиминация).

Как мы видим, конкуренция, являющаяся следствием перенаселения, не ведет к процветанию данного вида. В условиях перенаселения естественный отбор приводит к прогрессивной специализации (теломорфоз), к сокращению плодовитости (при внутривидовой конкуренции) и вымиранию более слабых и менее плодовитых из конкурирующих видов. При внутривидовой конкуренции плодовитые виды теряют свою плодовитость, а наименее плодовитые вытесняются другими, более плодовитыми видами. Число конкурирующих видов в этом случае сокращается до минимума и тогда каждый вид займет свое особое место в природе. Это означает их специализацию. Специализация ведет к уменьшению пластичности. Сокращение плодовитости ведет также к уменьшению темпа эволюции, а следовательно, увеличивает возможность вымирания даже для тех специализированных видов, которые находятся в данный момент еще во вполне благоприятных условиях существования. Всякое изменение среды (и прежде всего, появление более серьезных конкурентов) может оказаться для них фатальным.

Косвенная индивидуальная элиминация, или конкуренция, и есть результат процветания, ведущего к размножению. Но в этом последнем — известная опасность. Дифференциация данной формы ведет к ослаблению конкуренции между расходящимися формами. Это приводит к новому размножению этих форм, т. е. к новому усилению конкуренции и дальнейшей специализации в более узких пределах. Конкуренция, совершенствуя организм соответственно условиям сегодняшнего дня и направляя его по пути узкой адаптации к временным местным условиям, лишает его пластичности и тем самым заводит его в будущем в тупик

крайней специализации, несущей с собой опасности вымирания. В особенности это касается крупных хищников, для которых косвенная индивидуальная элиминация приобретает особое значение вследствие устранения большинства других форм борьбы за существование (устранение прямой элиминации врагами). Поэтому крупные хищники, как правило, эволюируют по пути крайней специализации (теломорфоз).

Примером косвенной элиминации поэтому и может служить в особенности конкуренция между особями одного вида хищников. Из рыб можно назвать акуловых, у которых, кроме совершенствования орудий нападения (зубы), эволюция частично идет по пути продления жизни и увеличения размеров тела вместе с увеличением размеров яиц и иногда развитием живородности. Здесь конкуренция, очевидно, наиболее остра для молодежи. Взрослые акулы достаточно обеспечены кормом. Из рептилий можно бы указать на змей. И здесь произошло увеличение размеров яиц; иногда развитие живородности; относительно длительная жизнь; весьма совершенный обмен веществ с максимальным использованием пищи. У хищных птиц также наблюдается малое число крупных яиц (у орлов обычно только два яйца в кладке, а у грифов иногда одно); длительная жизнь; наиболее совершенная забота о потомстве. Хищные млекопитающие также идут в своей эволюции по пути увеличения общих размеров тела, уменьшения плодовитости. По тому же пути идет, однако, и эволюция копытных. Кроме конкуренции, здесь решающим фактором является, очевидно, периодическая элиминация голодом (зимой) в умеренных странах, а также истребление молодежи хищниками.

Комбинация прямой и косвенной элиминации по возрастам. Последний пример показывает, что нами рассмотрены довольно абстрактные формы элиминации. В действительности они не существуют в чистом виде, а всегда различным образом комбинируются. Мы разберем только комбинации прямой и косвенной элиминации по возрастам. Если косвенная элиминация падает на молодое животное, а прямая биотическая или абиотическая элиминация на зрелое животное, то результатом этого будет специализация развивающегося животного (личинки), продление этого развития и, кроме того, сокращение жизни взрослого животного, раннее его созревание и максимальная плодовитость при однократном размножении (многие насекомые). Это — путь теломорфоза личинки.

Гораздо чаще наблюдается обратная комбинация — большая прямая элиминация молодежи и косвенная элиминация (конкуренция и зимний голод) взрослых. Комбинированным результатом будет увеличение числа кладок яиц при уменьшении их размеров, увеличение размеров яиц (рождаемых детенышей), продление роста и размножения и увеличение размеров взрослого жи-

Борьба за существование, элиминация и отбор

Формы элиминации	Формы соревнования	Естественный отбор	Последствия для организма
Общая элиминация, стихийная, случайная	Пассивное соревнование, при подавляющей силе абиотических или биотических факторов	Отбор на плодовитость	Увеличение числа кладок и числа яиц в кладке (катаморфоз)
Общая возрастная элиминация: 1) неполовозрелых особей	То же	Отбор на плодовитость и, кроме того, на продление жизни	Увеличение числа кладок, продление жизни Увеличение размеров яиц и молоди (гиперморфоз)
2) половозрелых особей	»	Отбор на плодовитость и, кроме того, на раннее половое созревание	Увеличение числа яиц в однократной кладке Раннее созревание (гипоморфоз)
Индивидуальная элиминация (по возрастам) 1) физическая элиминация	Пассивное соревнование в борьбе с физическими факторами среды	Отбор на стойкость (приспособленность) к данным условиям	Алломорфоз
2) прямая, или биотическая, элиминация	Пассивное соревнование в борьбе с хищниками, паразитами, болезнями	Отбор на приспособленность в средствах защиты	Алломорфоз Ароморфоз
3) косвенная элиминация (голодом)	Активное соревнование, или конкуренция за средства к жизни, а также периодическая голодовка	Отбор на экономичность, т. е. максимальную приспособленность к добыче, и использованию пищи и уменьшению плодовитости	Теломорфоз
Комбинированная возрастная элиминация: косвенная элиминация зрелых, прямая элиминация молоди	Активное внутривидовое соревнование. Пассивное соревнование в борьбе с физическими факторами и в прямой борьбе молодых с хищниками	Отбор на экономичность взрослых, на увеличение размеров и стойкости молоди	Теломорфоз Гиперморфоз

вотного и его специализации. Это есть путь теломорфоза, связанного иногда с гиперморфозом, который очень часто характеризует эволюцию специализированных филогенетических ветвей (особенно динозавры).

Все это, однако, справедливо при сохранении того благоприятного положения, в результате которого создалось чрезмерное размножение данной формы. Однако еще до достижения резких форм специализации условия могут измениться и могут возникнуть иные формы элиминации, которые направят эволюцию по иному пути. Решающим является изменение климата и биотической обстановки (появление врагов). В этом случае восстанавливаются индивидуальная элиминация физическими факторами (конституциональная борьба с климатом) и, что важнее

всего, прямая биотическая элиминация (уничтожение врагами, паразитами и болезнями). Непосредственное истребление особей данного вида ведет к устранению перенаселения и косвенной элиминации (конкуренции).

Дальнейшая специализация прекращается. Организм приспосабливается к новой среде путем алломорфоза. Если уничтожение имеет неизбирательный характер (общая элиминация), то произойдет отбор на максимальную плодовитость, что будет способствовать ускорению темпа эволюции. Если же эта элиминация, имея возрастной характер и падая на зрелую стадию, приводит к отбору на раннее созревание, то возможны явления недоразвития (катаморфоз), связанные с деспециализацией.

Таким образом, мы видим, что различные формы борьбы за существование и естественного отбора можно без особого труда связать с вытекающими из них типичными направлениями эволюционного процесса, если только учитывать специфику процессов элиминации при различных формах борьбы за существование.

2. Естественный отбор и формы эволюционного процесса (адаптациоморфоз)

Вопрос об общем значении естественного отбора как наиболее ответственного фактора прогрессивной эволюции мы уже разбирали. Здесь мы коснемся лишь значения различных форм естественного отбора. Симпсон [Simpson, 1944] различает *линейный отбор*, идущий в определенном направлении повышения приспособленности организма, *центростремительный отбор* в пользу установившейся средней нормы и *центробежный отбор*, поощряющий размножение любых отклонений от средней нормы. Понятие линейного отбора Симпсона входит в обычное дарвиновское понимание естественного отбора (ведущая форма отбора), но ограничивается отбором в одном лишь направлении. Понятие центростремительного отбора совпадает с нашим пониманием стабилизирующего отбора. Центробежный отбор Симпсона представляет результат абстракции и вряд ли возможен в реальных условиях. Расширение индивидуальной изменчивости есть результат мутирования, а не отбора, а ведущая форма отбора может реализоваться одновременно во многих направлениях при вытеснении прежней нормы (типичное расхождение признаков, по Дарвину). Очень детально разработан вопрос о различных формах естественного отбора в сводке Дж. Гулика [Gulick, 1905]. Его классификация, однако, чрезвычайно сложна и с трудом поддается обзору. Для нашей задачи — разбора вопроса о значении различных форм элиминации и естественного отбора в установлении типичных направлений эволюционного процесса — можно ограничиться лишь рассмотрением нескольких

основных форм естественного отбора. Основные подразделения Гулика следующие:

- 1) пассивная селекция, определяемая изменением внешней среды,
- 2) активная селекция, определяемая изменением отношения самого организма, иначе использующего ту же самую среду, и
- 3) рефлексивная селекция, определяемая отношением членов того же вида друг к другу.

Последняя форма отбора определяется внутривидовой борьбой за существование — за средства к жизни и размножение — и включает, следовательно, половой отбор. Мы разберем здесь лишь значение борьбы за пищу, ведущую к отбору на экономию затрат при ее добывании и на максимальное ее использование.

Первые две формы отбора с трудом разграничиваются, так как при изменении внешней среды естественно изменяются и формы использования этой среды, т. е. к пассивной селекции неизбежно присоединяется и активная. С другой стороны, при изменении отношения организма к той же самой среде, последняя, в свою очередь, неизбежно изменяется и, следовательно, активная селекция будет осложнена присоединением пассивной. Несмотря на недостатки этого разделения, я считаю здесь ценным самое подчеркивание активной роли организма, определяющего в значительной мере свое отношение к внешней среде. Однако в масштабе всей эволюции не так важно, откуда исходит первый толчок к дальнейшим изменениям — от окружающей среды или от самого организма, так как всякое такое изменение неизбежно захватывает и среду и организм, а направление эволюции определяется, в конце концов, всегда теми конкретными соотношениями, которые устанавливаются между особями данного вида организмов и средой. При этом я понимаю среду в самом широком смысле, т. е. противопоставляю *организм как особь* всей окружающей среды (включающей, следовательно, и другие особи того же самого вида организмов). Поэтому в понимание соотношения организма и среды входят все формы взаимодействия, и их результатом являются все формы и направления естественного отбора.

Учитывая разнообразные формы элиминации, можно наметить следующие направления естественного отбора:

I. Отбор на плодовитость (на жизнь в потомстве).

II. Отбор на жизнеспособность в данных условиях (на приспособленность эмбрионов и молодежи).

А. На максимальное доживание до половой зрелости (приспособленность эмбрионов и молодежи),

Б. На максимальную обеспеченность жизни половозрелых особей (приспособленность взрослых):

- 1) на успешное добывание средств к жизни,
- 2) на обеспечение потомством (включая и половой отбор),

3) на защиту от неблагоприятных физических факторов среды,

4) на защиту от биотических факторов (выработка средств активной и пассивной защиты от хищников и паразитов).

Во всех этих случаях естественный отбор может иметь более пассивный характер, если изменяется сама среда, или более активный, если организм изменяет свое отношение к среде. Отмечаем также характерный для последней фазы приспособления стабилизирующий отбор совпадающих мутаций, приобретающий доминирующее значение во всех тех случаях, когда особи известного вида уже приспособлены к данным условиям существования. Стабилизирующий отбор перестраивает механизм наследственности и развития, так что вид приобретает более устойчивые формы.

Наконец, косвенный отбор может привести к развитию безразличных или даже отчасти вредных признаков через коррелятивные связи с прямо отбираемыми признаками.

Я буду здесь касаться лишь естественного отбора на максимальную плодовитость или, наоборот, на снижение плодовитости, а также естественного отбора на жизнеспособность: 1) в разнообразных условиях существования, 2) в более частных условиях существования, 3) в среде с ограниченными ресурсами, так как именно эти формы отбора ведут к более широкой адаптации типа ароморфозов, к частной адаптации типа алломорфозов или, наконец, к специализации, или теломорфозам. Исчерпывающего анализа возможных форм естественного отбора вообще я здесь не даю, и, в частности, не касаюсь и полового отбора.

Мы видели, что борьба за существование и естественный отбор представляют общую характеристику жизни. Ни борьба за существование никогда не прекращается, ни естественный отбор не теряет своей действенности, даже в экспериментальных оптимальных условиях существования. И, однако, влияние естественного отбора может быть настолько ослаблено, что его интегрирующая роль оказывается недостаточной, чтобы противодействовать разрушающему влиянию процесса беспорядочного накопления мутаций. Мы начинаем рассмотрение разных форм естественного отбора именно с этого довольно редкого случая.

Ослабление естественного отбора

(отбор на жизнеспособность в оптимальных условиях)

Если животное попадает в исключительно благоприятные условия полной обеспеченности средствами существования, то оно при малой истребляемости быстро увеличивается в своей численности. Если, однако, при полной обеспеченности жизненными средствами, оно подвергается весьма значительному, и при-

том неизбежному, истреблению врагами подавляющей мощности (сильные хищники, паразиты, эпидемические болезни), то численность данной формы может оставаться невысокой. При отсутствии конкуренции и индивидуальной элиминации эффективность естественного отбора падает (остается лишь отбор на элементарную жизнеспособность в оптимальных условиях). В этом случае в популяции будет происходить непрерывное и притом беспорядочное накопление мутаций. Кроме генных мутаций, будут накапливаться и не вполне сбалансированные хромосомальные аберрации (гетероплоиды, дубликации), что приводит к дальнейшему повышению темпа мутирования. Бесконтрольное накопление мутаций приводит, как мы знаем [Шмальгаузен, 1938a], к дезорганизации. В данном случае произойдут дегенеративные изменения во всех тех частях организации, которые не являются жизненно необходимыми в данных (оптимальных) условиях существования. Чрезмерное ослабление естественного отбора приводит, следовательно, к более или менее общей дегенерации, т. е. к катаморфозу, характерным проявлением которого является недоразвитие. Частично такие дегенеративные явления замечаются у домашних животных, обладающих во многом признаками недоразвития [Hilzheimer, 1926]. Роль истребляющего фактора подавляющей мощности здесь принадлежит человеку, который в то же самое время ставит домашних животных в оптимальные условия питания и защиты от вредных влияний. Конечно, дегенеративные явления касаются здесь признаков, не отбираемых человеком и не имеющих также жизненно важного значения в создаваемой человеком обстановке.

Период расцвета пещерного медведя совпадал с переходом на растительную пищу и с увеличением его размеров. Пещерный медведь был полностью обеспечен пищевым материалом. Жизнь в пещерах давала ему защиту от непогоды, от холода и врагов. Однако, по всей вероятности, скученная жизнь способствовала и возникновению эпидемий. Во всяком случае, остатки пещерного медведя [Abel, 1929] показывают огромную изменчивость частей скелета, с очень большим числом патологических изменений, связанных с пережитыми болезнями. Пещерный медведь, попавший в оптимальные условия существования, пошел по пути общей дегенерации. Полное его истребление обусловлено, вероятно, частью болезнями, но не малую роль сыграла при этом и деятельность человека. По О. Абелью, такие дегенеративные явления служат основной причиной вымирания; он следует в этом теории дегенерации, предложенной Ларгером [Larger, 1913]. Мы думаем, что это объяснение неверно. Правильнее сказать, что дегенерация лишь показатель большой неизбежной истребляемости при полной обеспеченности средствами существования. Однако большая общая истребляемость, конечно, может привести и к полному истреблению данного вида

животных. Очень сильно выражены дегенеративные явления у паразитов и это, несомненно, связано с оптимальными и притом очень упрощенными условиями жизни для тех особей, которым удалось попасть в подходящего хозяина.

Естественный отбор на плодовитость

Большая общая истребляемость ведет и к другому результату. Так как при большой цифре гибели чаще будут выживать и оставлять потомство отдельные особи из больших кладок (пометов) или из большего их числа, чем из малых кладок или малого числа кладок, то они и будут передавать по наследству способность к более крупным кладкам или к большему числу периодов размножения (в одном сезоне или в последовательных). Таким образом, фактически, в силу простой статической закономерности, неизбирательная смертность приведет к естественному отбору на плодовитость. В качестве примера можно привести большую истребляемость (птицами и паразитами) и большую плодовитость многих насекомых и, в частности, вредителей леса и поля, а также на большую истребляемость (хищниками и эпизоотиями) и большую плодовитость многих мышевидных грызунов (домашней или лесной мыши, полевки и др.).

Если же большая общая истребляемость имеет возрастной характер и падает в особенности на зрелый возраст, то больше шансов оставить после себя потомство получают те особи, которые раньше приступят к размножению. С этим связано удлинение личиночного периода (многие жуки, цикады и др.) и укорочение жизни зрелой особи при интенсивном размножении в самом начале жизни имаго (поденки). Сильная истребляемость взрослых может привести и к отбору особей с максимально ранним и даже преждевременным половым созреванием. В этом случае раннее созревание может сопровождаться сокращением периода роста (уменьшением общих размеров) и даже недоразвитием. Отбор особей с ранним размножением приведет к уменьшению общих размеров тела и его недоразвитию, т. е. эволюция пойдет по пути катаморфоза (гипоморфоза). По этому пути пошла, очевидно, эволюция коловраток, тихоходок, клещей, ветвистоусых рачков, тлей и мн. др. Искусственный отбор на скороспелость приводит частично к подобным же результатам, т. е. к недоразвитию, которое характерно для домашних животных по сравнению с дикими, и в особенности для скороспелых пород по сравнению с позднеспелыми. В частности, признаки недоразвития хорошо выражены у скороспелых свиней [по Natusius; цит. по: Hiltzheimer, 1926]. Из мышевидных грызунов мало подвижны и весьма интенсивно истребляются хищниками полевки (также степная пеструшка). Так как полевки вполне обеспечены зелеными растительными кормами, то хищ-

ники (и эпизоотии) становятся основным фактором, лимитирующим их размножение [Н. П. Наумов, 1939]. Соответственно они созревают очень рано, размножаются совсем молодыми (в возрасте 47 дней) и плодовитость их повышена вследствие сокращения времени между последовательными пометами (до 17 дней).

Когда большая общая истребляемость падает на яйца, зародышей, личинку или молодь, не достигшую половой зрелости, отбор идет в направлении тех особей, которые скорее проходят опасную фазу жизни, т. е. особей с более быстрым развитием и ранним созреванием (однако без недоразвития, так как недоразвитые особи элиминируются более интенсивно по условию). Во-вторых, отбор пойдет, конечно, по линии максимальной плодовитости. Так как, однако, при общей истребляемости яиц, зародышей, а иногда и молоди (при наличии заботы о потомстве) чаще гибнут целые кладки, то положительное значение приобретает увеличение числа кладок, хотя бы за счет уменьшения числа яиц в одной кладке. Положительное значение приобретают также дробность и полилопность кладок. Такое значение может иметь разрозненное откладывание яиц (тритон) или откладывание малыми кучками. Еще важнее, однако, продление размножаемости на несколько сезонов (отдельные сезоны могут быть весьма неблагоприятными для молоди), т. е. удлинение жизни половозрелой особи. Соответственно многие рыбы, амфибии, рептилии и иногда птицы отличаются особой длительностью жизни. В меньшей мере это касается млекопитающих, у которых зародышевая жизнь, а частью и жизнь молоди, протекает в условиях хорошей защиты.

В том случае, если животное обладает постоянным ростом, то продление жизни приводит и к продлению роста. Это связано у позвоночных иногда с изменением пропорций, характерным для гиперморфоза. Увеличение размеров тела у некоторых рыб (осетровых) и рептилий (динозавров) объясняется, вероятно, отчасти большой истребляемостью молоди.

*Естественный отбор на высшую организацию
(или отбор на жизнеспособность
в разнообразных условиях)*

При индивидуальной, т. е. избирательной, элиминации результат зависит от тех условий, в каких происходит эта элиминация. Если эти условия весьма разнообразны, т. е. организм меняет свое местопребывание и входит в столкновение с многочисленными абиотическими и биотическими факторами при полной обеспеченности жизненными средствами (т. е. элиминация имеет характер прямого истребления физическими или биотическими факторами), то в процессе естественного отбора бу-

дут сохраняться для размножения особи, наиболее жизнеспособные при разнообразных условиях борьбы за существование. Наибольшее значение приобретает не приспособленность к частным внешним условиям (поскольку они изменчивы), а внутренняя слаженность частей организма, приспособленного к очень широким условиям разнообразной жизненной обстановки. Обеспеченность жизненными средствами и отсутствие конкуренции допускают довольно широкий масштаб индивидуальной изменчивости. Организм приобретает, благодаря большому накоплению мутаций, большую пластичность. Кроме того, при большой истребляемости взрослых идет также отбор на повышение плодовитости и раннее созревание. Таким образом, налицо все условия для быстрой прогрессивной эволюции: большая изменчивость, интенсивный отбор (индивидуальная истребляемость) и быстрая смена поколений. Если этот отбор идет по линии повышения жизнеспособности в разнообразных условиях среды, а это возможно в случае повышения организации, с установлением более широких адаптаций, то эволюция животного может привести к ароморфозу, т. е. к расширению среды обитания и использованию новых возможностей. Само собой разумеется, что это направление эволюции касается организма на всех этапах его развития, т. е. целых онтогенезов. Расширение среды обитания может быть достигнуто, например, приобретением живородности. Подобное же значение имело приобретение яйцевых и зародышевых оболочек рептилиями, — именно это дало им возможность вполне завоевать сушу, т. е. огромную новую область жизнеобитания с совершенно тогда еще неиспользованными ресурсами. Здесь эмбриональные приспособления, т. е. ценогены, приобрели значение основных преобразований на пути ароморфоза.

Примером этого направления эволюции по пути ароморфоза могут служить мезозойские млекопитающие: мелкие и, очевидно, очень плодовитые животные, вполне обеспеченные пищевым материалом (главным образом, насекомыми). Они сильно истреблялись во всех возрастах как климатическими условиями, при вероятном отсутствии живородности и достаточной заботы о потомстве, так и врагами (в частности, хищными динозаврами). В жесткой борьбе за существование, но без значительной внутривидовой конкуренции, они быстро повышали свою организацию. В особенности развивались головной мозг, органы чувств, органы дыхания и кровообращения; увеличилась общая активность животного; развилось живорождение и забота о потомстве (кормление молоком). Млекопитающие поднялись на высшую ступень эволюции. Когда таким образом, с усложнением организации, уменьшилась истребляемость, их численность стала возрастать. Этому увеличению численности способствовало, по-видимому, и улучшение общих условий жизни и питания

в начале третичного периода. Распространение высших растений, а через это и многочисленных насекомых, способствовало значительному возрастанию пищевых ресурсов. Элиминация продолжала идти под знаком прямой борьбы, поддерживавшей высокие темпы эволюции и высокую пластичность примитивных млекопитающих. С возрастанием численности началась затем дифференциация и приспособление к частным условиям существования (алломорфоз). Это снимало остроту начинающейся взаимной конкуренции. Однако по мере дальнейшего размножения все же вновь возрастала и косвенная элиминация со всеми ее последствиями (теломорфоз).

Во всех тех случаях, когда нарождается действительно новая форма, она не обладает еще преимуществами имеющих уже специалистов; она неизбежно сильно истребляется. Однако именно благодаря отсутствию специализации, она может занять новое место в природе, еще не занятое другими организмами или освобожденное вследствие вымирания других организмов при быстрых изменениях жизненных условий. Если организм попадает в этом новом месте в благоприятные условия питания, то он может очень быстро пойти по указанному пути прогрессивной эволюции, характеризующему ароморфоз.

*Естественный отбор на частную приспособленность
(или отбор на жизнеспособность в частных условиях)*

При индивидуальной элиминации в частных условиях существования преимущества в борьбе за существование с абиотическими и биотическими факторами получают особи, лучше приспособленные именно к этим частным условиям существования: более стойкие по отношению к физическим факторам среды, более защищенные против хищников и паразитов и более иммунные против паразитов и микробов. И здесь, в случае сильной индивидуальной элиминации, не будет происходить увеличения численности, и, следовательно жизненные средства будут достаточно доступными для всех особей данного вида (конечно, в случае отсутствия конкурентов иного вида). Это позволит сохранить достаточную пластичность. Вместе с тем интенсивная элиминация будет поддерживать и высокую плодовитость. Таким образом, имеются предпосылки для достаточно быстрой эволюции по пути приспособления организма к данной среде (или точнее — так как организм и раньше был приспособлен к какой-то среде — по пути замены одной среды другой). Повышение жизнеспособности по мере приспособления к новым условиям существования ведет к увеличению численности особей данного вида. Обостряющаяся при этом конкуренция содействует более совершенному приспособлению к условиям данной экологической зоны. Такая смена приспособлений обозначается

нами как алломорфоз. Приспособление к данной среде может выражаться в развитии средств добычи пропитания и особенно в развитии средств защиты как активной, так и пассивной от неблагоприятных физических факторов и от врагов. Отбор на защищенность от физических факторов может привести к развитию таких, например, образований, как роговой покров рептилий (защита от высыхания), как волосы млекопитающих (защита от холода) или их живородность (защита зародыша, от всевозможных опасностей, частью и от холода). Отбор на защищенность от биотических факторов приводит к развитию средств активной защиты (бег млекопитающих, орудия защиты, как, например, рога) или средств пассивной защиты (панцири, покровительственная окраска и рисунок).

Конечно, и здесь по пути приспособления к новой среде изменяется весь организм в целом и все его стадии развития, т. е. весь онтогенез. Значительная элиминация ранних стадий развития приведет к отбору в направлении продления жизни особи в зрелом состоянии. Если эта элиминация приобретает избирательный характер, то возможен отбор особей более стойких, более защищенных на этих стадиях развития. В этом смысле может иметь значение более мощное развитие системы яйцевых и зародышевых оболочек, окраска яйца, скорость развития, стойкость эмбриона против температурных и других отклонений физических условий развития. Таким образом, при избирательной элиминации зародышей, отбор на большую их стойкость и приспособленность к специальным условиям существования приведет к развитию эмбриоадаптаций, или ценогенезов.

Если элиминируется вылупившаяся из яйца молодь, то положительное значение может приобрести увеличение запаса желтка в яйце (или продление внутриутробной жизни у живородящих форм), поскольку оно ведет к большей величине и более высокой дифференцировке, а следовательно, и к увеличению стойкости молодки. Увеличение размеров яиц или продление внутриутробной жизни и увеличение размеров детенышей частично будет связано и с увеличением размеров взрослого животного. К тому же результату приводит и общая истребляемость молодки при продлении жизни у форм с длительным ростом. Отсюда наклонность к увеличению общих размеров тела в филогенетических ветвях. Еще резче, однако, это выражается при специализации и отборе на экономичность обмена.

При большой истребляемости личиночной стадии развития индивидуальная элиминация влечет за собой увеличение приспособленности личиночной формы к ее специфическим условиям существования. В результате развиваются личиночные адаптации как частные выражения алломорфоза.

*Естественный отбор на экономичность обмена
и снижение плодовитости
(или отбор на жизнеспособность
в ограниченных условиях)*

При косвенной индивидуальной элиминации (голодом) естественный отбор приобретает своеобразное направление к достижению максимальной экономии жизненных средств. Если прямая элиминация абиотическими и биотическими факторами невелика, то наступает быстрое увеличение численности популяции, вплоть до максимально возможного насыщения данной среды обитания. При этом неизбежно сказывается нехватка жизненных средств и начинается голодание (хотя бы только периодическое, например зимнее), которое особенно тяжело сказывается на молоди. При индивидуальных различиях в успешности добывания пищи и в совершенстве ее использования будет происходить косвенная индивидуальная элиминация особей, менее приспособленных к этим условиям среды. В процессе борьбы за существование у животных, живущих впроголодь, решающую роль приобретает именно добывание и использование пищи. Вместе с тем элиминация обычно не бывает полной — различие между особями выражается лишь в большей или меньшей истощенности. При этом, однако, неизбежно увеличится смертность более истощенных особей от других причин (врагов, паразитов и болезней, а также от зимней голодовки), а кроме того, резко снизится их плодовитость (численность единовременно оставляемого потомства). Возможности добывания пищи возрастают по мере специализации на одном роде пищи, в котором данная форма не имеет конкурентов. Поэтому косвенная элиминация, означающая обычно жесточайшую конкуренцию, ведет, прежде всего, к резкой дифференциации и расхождению признаков по принципу специализации в отношении жизненных средств. В дальнейшем отбор может идти только в направлении наиболее экономичного использования данного пищевого материала. Организм окончательно связывается с данными весьма узкими условиями среды, к которым он максимально приспособлен, и далее уже не может выйти за ее пределы. Это путь теломорфоза. Поэтому теломорфоз связан с утратой эволюционной пластичности. Косвенная элиминация устраняет все особи, не вполне приспособленные, т. е. уклоняющиеся от средней «нормы» (при неизменных условиях среды). Индивидуальная изменчивость падает при этом до минимума.

Вместе с тем, как упомянуто, преимущество во внутривидовой конкуренции получают и особи, менее истощенные процессами, связанными с размножением, т. е. менее плодовитые. Естественный отбор пойдет на снижение плодовитости в смысле уменьшения величины кладок (пометов). Кроме того, от голо-

довки будет особенно страдать молодой, еще растущий организм. Смертность молодежи возрастет особенно сильно. В связи с этим возможны три пути дальнейшей эволюции.

Первый путь — прекращение конкуренции между молодеью и взрослыми благодаря биологическому расхождению между ними. В процессе естественного отбора выживает скорее та молодежь, которая по своим жизненным требованиям несколько более отличается от взрослых, чем другие особи. Переход в иную экологическую нишу с иным родом питания может обеспечить молодежь от конкуренции со взрослыми. Конкуренция же внутри молодого поколения приведет лишь к дальнейшей специализации молодежи. По этому пути пошла эволюция у многих костистых рыб и у амфибий (по крайней мере, у тех форм, истребляемость которых абиотическими и биотическими факторами невелика). Тот же путь эволюции ясно выражен у очень многих беспозвоночных и, в особенности, у насекомых с ярко выраженной личиночной специализацией.

Второй путь намечается при сходном образе жизни молодежи и взрослых. В этом случае молодежь особенно страдает от конкуренции со взрослыми. Гибель молодежи очень велика, и шансы оставить какое-либо потомство (доживающее до зрелого возраста) имеют лишь особи с очень длительным периодом размножения. Сокращение гибели молодежи достигается увеличением размеров яиц. При большой конкуренции особей элиминации подвергаются более слабые особи из каждого нового поколения молодых, и в процессе отбора выживают наиболее развитые и крупные особи молодого поколения. Большая стойкость и величина молодежи может быть только результатом наличия более значительного запаса желтка в яйце. Элиминации подвергнутся в среднем слабые особи, вылупившиеся из более мелких яиц. Естественный отбор приведет к переживанию более развитых и крупных особей, развившихся из более крупных яиц. Увеличение размеров яиц возможно, однако, лишь за счет значительного сокращения их числа, т. е. дальнейшого уменьшения плодовитости (мы видели, что сильная конкуренция вообще связана с отбором на снижение плодовитости). Так как часто гибнут целые кладки, а не отдельные яйца, то поддержание существования вида требует продления периода зрелости, так как только те особи имеют шансы оставить потомство, которые размножаются понемногу (малые кладки), но в течение длительного времени (целого ряда сезонов). В этом случае трата энергии на размножение сведется к минимуму, и все же сохранятся возможности оставить достаточное для поддержания существования вида потомство. Для животного с длительным ростом продление жизни означает вместе с тем увеличение общих размеров тела. Увеличение размеров яиц может, в свою очередь, быть связанным с увеличением общих размеров животного. Нако-

нец, отбор на экономичность обмена означает также и отбор на увеличение размеров тела (однако до известного предела, определяемого тратой энергии на добывание пищи), так как крупный организм теряет меньше продуцируемого им тепла (его поверхность относительно меньше), которое может быть использовано самим организмом в качестве источника полезной энергии.

Таким образом, наличие острой конкуренции между молодыми и взрослыми особями (если они живут в одной и той же среде) при отсутствии забот о потомстве, ведет к увеличению размеров яиц, к значительному уменьшению величины отдельных кладок, к растяжению размножения на многие сезоны, т. е. к увеличению длительности жизни животного. Кроме того, та же конкуренция ведет к увеличению общих размеров тела. У животных с длительным ростом это увеличение общих размеров тела может быть очень значительным, и верхняя его граница определяется лишь тратой крупными животными энергии на добывание пищи (передвижение). Для растительных, живущих в обстановке пышной растительности, эта верхняя граница, во всяком случае, очень высока, и животное может достигнуть гигантских размеров. Это — путь эволюции многих динозавров, которые не имели заботы о потомстве, но при благоприятных условиях существования сильно размножались, так что внутривидовая конкуренция была очень велика. Размеры откладываемых яиц непрерывно возрастали, возрастала и общая величина тела, достигшая у многих травоядных форм действительно гигантских размеров. Этот путь эволюции заводит в тупик, так как увеличение размеров яиц ведет к увеличению размеров взрослого, ведет к новому ухудшению положения молодежи и дальнейшему увеличению размеров яиц и т. д. Здесь теломорфоз переходит в гиперморфоз.

Третий путь эволюции при интенсивной конкуренции намечается также при сходном со взрослыми образе жизни молодежи. Сокращение косвенной элиминации молодежи достигается введением заботы о потомстве. Конкуренция взрослых и отбор на максимальную экономичность ведут здесь к еще большему сокращению размеров кладки (помета), так как уход за потомством связан с большой затратой энергии для родителей. Поэтому отбор пойдет на продление функций размножения на многие сезоны, т. е. на значительное увеличение продолжительности жизни. Поскольку косвенная элиминация (голодом) особенно сильно отзывается на молодом, еще растущем организме (большее потребление), то забота о потомстве приобретает особое значение. Молодь оказывается наиболее обеспеченной, если забота о потомстве продлена на весь период роста молодого животного, вплоть до зрелости. Однако слишком длительная забота о потомстве ставит в тяжелое положение родителей, и есте-

ственный отбор в этом случае идет в общем по линии сокращения этого срока и, во всяком случае, по линии его ограничения одним только благоприятным для прокормления молоди сезоном. Для умеренных стран таким сезоном может быть только весна и лето, когда прокормление детенышей не составляет особого труда. Отсюда — ограничение периода ухода за потомством, а вместе с тем и ограничение периода роста детенышей одним сезоном, к концу которого молодой организм завершает свое развитие и рост, вступая в тяжелый зимний период жизни с известными запасами. Этим самым достигается раннее прекращение общего роста (через внутрисекреторную систему) и ограничение размеров тела известными, сравнительно небольшими пределами. Увеличение размеров тела возможно лишь при ускорении процессов роста, при условии полной обеспеченности пищей в течение весеннего и летнего сезонов. По этому пути эволюции пошли птицы, насиживающие яйца (ускорение развития), кормящие птенцов и заботящиеся о выводке до полного их развития.

Почти по тому же пути пошла эволюция многих млекопитающих. Здесь вместо насиживания яиц было приобретено живорождение, как еще более надежная охрана развития зародыша, а кормление молоди обеспечено молоком. Конкретная эволюция той или иной формы зависит, конечно, от многих факторов. В случае малой величины помета, длительного кормления молоком и дальнейшей заботы о потомстве возможно ограничение времени роста одним сезоном, и тогда результат естественного отбора на максимальную экономичность будет такой же, как и у птиц с весьма совершенной заботой о потомстве, т. е. специализация будет связана с быстрым, но недолгим периодом роста и, следовательно, с установлением ограниченных размеров тела. Так, по этому пути шла эволюция у многих насекомых и грызунов (у более защищенных форм), у рукокрылых, частью у полуобезьян.

Если доступность пищевых средств ограничена сезоном вегетации, то животное либо погружается зимой в спячку, либо уходит в область с другим климатом (перелет птиц). Если же при данных климатических условиях или по роду пищи, кормление хотя бы и сниженное возможно в течение всего года, то период роста не ограничивается одним сезоном, и потому возможно возрастание предела роста и увеличение общих размеров тела.

У млекопитающих (как и птиц) увеличение общих размеров явно связано с большей экономичностью обмена. При достаточной обеспеченности кормами во время периода роста большое значение приобретает увеличение интенсивности процесса роста. Таким образом, очень интенсивный рост был приобретен многими млекопитающими, например копытными, которые в пе-

риод вегетации, как правило, вполне обеспечены питанием. Зимой они не погружаются в спячку и продолжают добывать себе пропитание в очень трудных условиях. Косвенная элиминация голодом принимает зимой очень острые формы. Она благоприятствует отбору на максимальную интенсивность роста в течение периода вегетации, т. е. отбору особей, вступающих наиболее развитыми, крупными и упитанными в трудные условия зимней жизни.

* * *

Мы разбирали здесь несколько абстрактно значение различных форм борьбы за существование для определения путей эволюционного процесса. В конкретной жизни никогда не реализуется в чистом виде тот или иной тип борьбы за существование, связанной с определенной формой элиминации и естественного отбора. В предыдущем изложении приводились иногда одни и те же примеры для иллюстрации разных форм элиминации и отбора. В самом деле, в жизни определенного вида животных одновременно существуют различные формы борьбы за существование, и элиминация имеет разный характер. Произведенный нами разбор показывает значение разных форм элиминации и отбора в изолированном виде. В конкретной эволюции взаимодействие разных форм элиминации может привести к менее типичным результатам. Однако иногда, при возрастном распределении разных форм элиминации, возможно и усиление специфического эффекта естественного отбора в данных условиях. Мы разберем только две возможные комбинации прямой и косвенной элиминации по различным возрастам.

Если косвенная элиминация, т. е. отбор на экономичность, падает на молодое животное, а прямая элиминация, т. е. истребление климатом и врагами, — на зрелое, то результатом этого будет специализация молодежи (личинки) и продление ее жизни, т. е. медленное развитие в узко ограниченных условиях, и с другой стороны, приспособление и сокращение жизни взрослых, раннее их созревание и максимальная плодовитость при однократном размножении. По этому пути пошла эволюция многих насекомых.

Если же косвенная элиминация голодом, т. е. отбор на экономичность, падает на половозрелое животное, а элиминация прямая — на молодь, то первый и второй факторы вместе приведут к увеличению числа кладок (пометов) и сокращению числа единовременно откладываемых яиц (рождаемых детенышей), т. е. к удлинению жизни, к увеличению размеров яиц или величины рождаемых детенышей (дает большую защиту) и, в особенности, к развитию заботы о потомстве, к увеличению размеров взрослого животного и его специализации. Так как большая

истребляемость молодежи физическими и биотическими факторами наблюдается почти всегда, а взрослая форма нередко оказывается хорошо защищенной, так что ее размножение приводит к явлениям перенаселения с неизбежной конкуренцией, то именно эта комбинация оказывается наиболее часто встречаемой. Обычно прямая истребляемость молодежи комбинируется с косвенной элиминацией (конкуренцией) взрослых. Именно эта комбинация легче всего ведет к почти неограниченному возрастанию общих размеров тела. Отсюда — обычное увеличение размеров тела в филогенетических ветвях, ведущих по пути специализации. В частности, по этому пути идет эволюция копытных.

Если прямая истребляемость молодежи усиливается еще благодаря косвенной элиминации, в особенности при наличии конкуренции со взрослой формой (при отсутствии забот о потомстве), т. е. при одинаковом образе жизни молодых и взрослых, то это лишь усиливает отбор более крупных яиц и ускоряет развитие и специализацию молодежи. В этих случаях особенно возможна эволюция по пути развития гигантизма, т. е. телеморфоз дополняется явлениями гиперморфоза.

Развитие гигантизма у многих динозавров шло именно по этому пути, причем ведущим процессом было, очевидно, увеличение размеров яиц, которое имеет, однако, предел, диктуемый величиной таза. Дальнейшее увеличение размеров яйца возможно лишь при увеличении размеров таза, а это означает общее увеличение размеров тела животного. Устранение симфиза дает лишь некоторое увеличение предела величины яйца, после чего все равно неизбежно увеличение размеров таза. Этот путь эволюции травоядных динозавров обусловлен, очевидно, истребляемостью молодежи хищниками (хищными динозаврами), дополняемой косвенной элиминацией, благодаря конкуренции молодых особей между собой и со взрослой формой. Взрослая форма была хорошо защищена своими размерами, но находилась в условиях конкуренции с себе подобными (особенно зимой). Гигантизм хищников связан, очевидно, кроме того, с увеличением размеров добычи.

Развитие гигантизма у растительноядных млекопитающих — копытных и, в частности, например, слонов, — шло в общем по тому же пути. Ведущим процессом было, очевидно, увеличение размеров новорожденного животного, как средство защиты молодежи от крупных хищников. Это также было связано с увеличением размеров таза и всего тела взрослого животного. Взрослая форма хорошо защищена, но находилась в условиях конкуренции с себе подобными. Эта конкуренция была особенно жесткой зимой в условиях климата умеренных и холодных стран, где и шла главным образом эволюция крупных копытных и наиболее крупных слонов. Увеличение размеров некоторых хищ-

Естественный отбор и формы эволюции

Формы естественного отбора	Формы борьбы за существование	Формы элиминации	Пути эволюционного процесса
А. Отбор на жизнеспособность (общее ослабление отбора)	Явной борьбы нет (оптимальные условия)	Индивидуальная элиминация леталей и сублеталей	Катаморфоз
Б. Отбор на плодовитость	Конституциональная борьба и прямая межвидовая борьба при подавляющей силе элиминирующих факторов	Общая (неизбирательная) элиминация: 1) до зрелости 2) после созревания	1) продление жизни (гиперморфоз) 2) сокращение жизни. Катаморфоз (гипоморфоз)
В. Отбор на высшую организацию (на жизнеспособность в частных условиях)	Прямая межвидовая борьба и конституциональная борьба в разнообразных условиях	Индивидуальная элиминация	Ароморфоз
Г. Отбор на приспособленность (на жизнеспособность в частных условиях)	Конституциональная борьба и межвидовая борьба в частных условиях	Индивидуальная элиминация	Алломорфоз
Д. Отбор на экономичность в обмене и размножении (на жизнеспособность в ограниченных условиях)	Активная конкуренция и периодическая голодовка зимой	Косвенная элиминация (голодом) (прямая элиминация молодых)	Теломорфоз Гиперморфоз

ных млекопитающих не достигает такой степени, быть может, отчасти благодаря совершенным формам заботы о потомстве, которое оказывается достаточно защищенным от врагов. Крупная величина животных определяется здесь главным образом размерами добычи и возрастает вместе с последней. Ввиду того, что косвенная элиминация достигает особой интенсивности, а прямая элиминация врагами у крупных хищников (во взрослом состоянии) почти прекращается (остаются паразиты и болезни), то в этом особенно ясно выражается путь последовательной специализации (теломорфоза).

3. Естественный отбор и искусственный отбор

Антидарвинисты всегда указывают на то, что естественный отбор и искусственный отбор совершенно разные вещи, а так как теория Дарвина опирается будто бы лишь на аналогию между ними, то на этом основании они приходят к отрицанию теории естественного отбора.

Мы в предыдущем изложении пытались показать, что естественный отбор проявляется в природе в весьма различных формах, что связано с различными формами борьбы за существование. Поэтому, конечно, нельзя искусственный отбор отождествлять с естественным отбором, тем более что и искусственный отбор известен в различных формах. Первоначальной формой искусственного отбора был бессознательный отбор. Все собственно домашние животные, с довольно значительным числом по-

род, были выведены еще доисторическим человеком. При этом, прежде всего, конечно, гибли те особи, которые не выносили специфических условий содержания в неволе. Это был типичный естественный отбор в новых условиях внешней среды. Затем некультурный человек, содержа животных и истребляя их для своего пропитания, убивал в первую очередь тех, которые не давали выгоды при содержании (плохо несущуюся курицу, мало удойную корову). Таким образом, уничтожались главным образом негодные особи, а остальные сохранялись для размножения. В этом случае искусственный отбор имел совершенно тот же характер, что и естественный (индивидуальная элиминация). Лишь гораздо позднее человек стал сохранять для размножения сознательно отобранных им лучших животных, и еще позднее он перешел к подбору пар с наиболее подходящими признаками, выводил чистую породу и поддерживал ее чистоту. Здесь мы имеем более быстрые формы отбора. Но и бессознательный отбор доисторического человека сыграл роль вполне действенного фактора при формировании домашних животных, и нет никакой принципиальной разницы между этой формой искусственного отбора и естественным отбором. Иногда подчеркивают искусственность условий содержания домашних животных человеком, которая не имеет аналогии при естественном отборе в нетронутой человеком природе. Однако и в этом нет никаких принципиальных различий. Искусственность и естественность условий — понятия весьма относительные. Естественные условия бывают в разных зонах столь различными, что иногда уклоняются от обычных условий жизни в гораздо большей степени, чем условия жизни домашних животных. Например, на больших глубинах океанов, в почве, в пещерах или подземных ходах условия весьма своеобразны. Особенно у некультурного человека условия содержания домашних животных не слишком отличны от условий жизни диких. Между тем в природе мы видим, что в самых различных условиях эволюция строится на едином принципе естественного отбора (в разных его формах). Искусственный отбор отличается от этого принципа лишь в том отношении, что направление отбора определяется не взаимоотношениями с различными абиотическими и биотическими факторами естественной среды обитания, а в значительной мере — человеком.

Антидарвинисты указывали еще на одно различие. При естественной борьбе за существование в результате конкуренции происходит ослабление всех особей, между тем как человек старается поставить отбираемых им животных в наилучшие условия существования. Мы уже видели, что конкуренция в результате перенаселения наблюдается вовсе не так часто и притом не является ценным фактором прогрессивной эволюции, так как ведет к специализации, потере пластичности и нередко затем к

вымиранию. Наибольшее значение в прогрессивной эволюции имеет прямая элиминация, т. е. тот же принцип, который применяется и человеком.

В естественной эволюции постоянное скрещивание приводит к образованию все новых комбинаций. При выведении домашних животных этого не делают, но зато применяют другое — более отдаленную гибридизацию, которая ведет к тому же результату, но с большей скоростью и большей надежностью (так как более заметные различия легче учитываются). Мы видим, что между естественным и искусственным отбором принципиальной разницы в действительности нет и в некоторых случаях даже трудно сказать, с чем мы имеем дело. Так, например, известные исследования Веттштейна [Wettstein, 1900], касающиеся изменений в растительности альпийских лугов, наступающих в результате систематического покоса, свидетельствуют о том, что это есть следствие действия естественного отбора, однако, под влиянием фактора (покос), руководимого человеком, точно так же и интереснейшие наблюдения Н. В. Цингера [1909] над растениями, засоряющими посевы льна, показывают нам в сущности действие естественного отбора, хотя и здесь отбор производился человеком. Этот отбор имел, однако, в виду очистку семян льна, а вовсе не подбор сходных семян сорняков. Кроме того, нельзя не отметить практического сосуществования обеих форм отбора в экспериментальных условиях проведения естественного или искусственного отбора.

Сосуществование естественного и искусственного отбора в экспериментальных условиях

Если мы будем культивировать какой-либо вид животных в экспериментальных условиях, не производя никакого отбора, то, как мы уже упоминали, естественный отбор все равно будет происходить даже и в том случае, если мы поставим нашу культуру в оптимальные условия питания, температуры, влажности и т. п. Здесь, в искусственных условиях, будет протекать естественный отбор, но направление этого отбора зависит от тех экспериментальных условий, которые созданы нами. Организм начнет изменяться по пути приспособления к нашим экспериментальным условиям. Если эти условия оптимальны и выключают многие элиминирующие факторы естественной среды, то произойдет очень быстрое накопление разнообразнейших мутаций. Бесконтрольное накопление мутаций поведет организм в направлении недоразвития многих черт организации, т. е. по пути общей дегенерации (но не вымирания). Элиминироваться будут только летали и сублетали. Если мы в такой культуре предпримем искусственный отбор по каким-либо признакам, то и этим естественный отбор на жизнеспособность в данных условиях не сни-

мается, и чем дольше ведется данная культура, тем более она будет приспособлена к тем условиям существования, в которых она выводилась.

Процесс естественного отбора в известных условиях среды ведет к тому, что элементы этой среды становятся необходимыми условиями развития и существования организма. Поэтому порода или сорт, выведенные путем селекции в известных условиях климата, кормления, содержания, могут полностью выявить и сохранить свои свойства только в тех же условиях климата, кормления и содержания, в каких они были выведены. В противном случае ускользающий из-под контроля, но всегда существующий естественный отбор на новые условия содержания неизбежно изменит свойства породы или сорта. Здесь имеются в виду именно наследственные отличия, так как в отношении фенотипических особенностей и без того ясно, что в новых условиях развития особи они будут иными.

С другой стороны, если новый сорт или породу культивировать даже в тех самых условиях, в каких они были выведены, но без постоянной поддержки искусственного отбора по тем признакам и свойствам, по которым производилась селекция или выведение сорта или породы, то неизбежно будет происходить не только накопление мутаций как раз по этим признакам и свойствам (так как они очутились вне контроля со стороны человека), но и естественный отбор будет влиять в каких-то новых направлениях. Эти направления естественного отбора чаще всего будут вести в сторону частичного восстановления признаков и свойств, бывших у данного вида животного или растения до начала селекции. Таким образом, неизбежно будет происходить вырождение и одичание сорта или породы.

Поэтому нужно вести селекцию по известным желательным признакам всегда в таких условиях климата, кормления и содержания, в каких предполагается и дальнейшая эксплуатация полученной породы или сорта. Даже и при этих условиях свойства породы могут быть сохранены лишь при поддержке постоянной селекции по характерным признакам, ценимым в данной породе.

Подчеркивая принципиальное сходство естественного отбора с искусственным, мы не отрицаем, однако, специфики последнего и особенно в его новейших формах индивидуального испытания и подбора пар для скрещивания. Именно эта специфика новейших форм искусственного отбора была использована антидарвинистами [Radl, 1909], которые на основании проводимой Дарвином аналогии дошли до упреков в антропоморфном представлении о природе, выбирающей подходящий материал для известных целей (приспособления), т. е. обвиняли Дарвина в тех именно телеологических представлениях, которые разрушались его теорией. Мы здесь должны еще раз подчеркнуть, что,

в отличие от современного искусственного отбора человеком, в природе происходит не выбор подходящего (приспособленного) материала, а лишь его «переживание» вследствие элиминации, т. е. преобладающего уничтожения менее приспособленных (менее жизнеспособных в данных условиях) особей. Кроме того, мы не можем не отметить и известной специфики материала, с которым оперирует человек. Естественный отбор имеет дело главным образом с малыми мутациями и их всевозможными перекombинациями в процессе беспорядочного скрещивания. Человек замечает и отбирает только крупные мутации, имеющие в большинстве уже свое историческое прошлое, и сознательно их комбинирует. Если и в естественной эволюции хромосомальные aberrации имеют, по-видимому, немалое значение (особенно перестановки, частью дубликации, а у растений также полисомия и, наконец, полиплоидия), то в выведении культурных пород они приобретают еще большее значение. Как известно, полиплоидия играет довольно заметную роль в естественном видообразовании у растений; при выведении же новых, и притом ценных сортов растений она приобретает совершенно исключительное значение, особенно в связи с установлением возможности весьма легкого экспериментального получения полиплоидов. Полиплоидный организм, не обладая новыми генами, имеет нередко преимущества большей величины, большей урожайности и большей стойкости. Межвидовая гибридизация дает возможность быстрого скombинирования весьма различных ценных качеств, а экспериментальное удвоение числа хромосом позволяет преодолеть бесплодие полученных гибридов (получение амфидиплоидов). Перекомбинирование и отбор приобретают таким образом в руках человека значение весьма действенного средства для быстрого получения новых ценных сортов и пород. Человек пользуется гораздо большими возможностями экспериментального комбинирования значительных различий и быстрого получения новых искусственно синтезированных форм, чем природа с ее естественным отбором. Однако последний захватывает организм значительно глубже. В медленном процессе естественного отбора происходит действительно коренная переработка всего старого и выдвижение новых, нередко глубоко в своих основах отличающихся форм организмов.

Глава VII

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

1. Типичная последовательность в смене фаз эволюционного процесса (смена форм адаптациоморфоза)

Конкретные пути эволюционного процесса в течение долгих геологических периодов могут быть весьма различными, и, однако, при ближайшем анализе этих путей можно вскрыть известные закономерности в их течении и в их смене. Выделенные нами типичные направления эволюции, характеризующиеся разными формами приспособления организма к меняющейся среде (адаптациоморфоза), представляют результат известной абстракции. В конкретной эволюции они устанавливаются не всегда с такой определенностью, и основной причиной этого является реальный переход одних форм адаптациоморфоза в другие. Этот переход означает смену направления эволюционного процесса, и интересно отметить, что и в этой смене наблюдаются некоторые типичные закономерности, на которые мы часто уже указывали в предыдущем изложении.

Для того чтобы эти закономерности стали для нас более ясными, мы должны, однако, обратить наше внимание не только на связанные с изменениями среды морфофизиологические изменения организма, но и на изменение в общебиологических соотношениях.

В силу процесса естественного отбора наиболее приспособленных особей нормальный путь эволюции есть путь непрерывной смены приспособлений (адаптациоморфоз), связанной с непрерывными изменениями внешней среды (с ее абиотической и биотической характеристикой). Эта смена приспособлений может быть с успехом реализована лишь при определенных темпах эволюции организма. Организм должен в своих изменениях по меньшей мере поспевать за изменениями среды для того, чтобы сохранить известный уровень приспособленности. Только при этом условии соотношения между организмом и средой приобретают в своем изменении характер до известной степени устойчивого движения.

Вид, изменяющийся слишком медленно, отстающий в своей эволюции от изменений среды, теряет свою приспособленность, попадает во все худшие условия существования, его смертность увеличивается, его численность и ареал распространения сокращаются. Чем более падает численность вида, чем более ограничивается его распространение, тем более замирает темп эволюции, тем быстрее идет данный вид по пути вымирания.

Таким образом, в реальных условиях меняющейся среды можно вместе с А. Н. Северцовым различать.

1. Биологический прогресс, или расцветание, определяемое относительно высокими темпами эволюции (по отношению к изменению среды), при которых приспособленность организма к изменяющейся среде возрастает. Это возрастание приспособленности вовсе не означает обязательно усложнения организации. Наоборот, при упрощении условий существования и организация будет упрощаться. Все дело лишь в соотношениях между темпами изменений организма и среды, а не в направлениях этих изменений.

Объективным показателем биологического прогресса является увеличение численности, ведущее к расселению и расширению ареала распространения. Это расселение ведет затем к распаду на многочисленные местные (географические и экологические) формы, т. е. к прогрессивной дифференциации вида.

2. Биологическую стабилизацию, определяемую согласованностью темпов эволюции и изменения среды, при которой приспособленность организма к изменяющейся среде сохраняется на известном уровне. При этом организация может усложняться при усложнении жизненной обстановки, или упрощаться при упрощении условий существования или, наконец, чаще всего, она будет изменяться в соответствии с изменениями внешней среды, оставаясь в общем на одинаковом уровне сложности строения.

Объективным показателем стабильности является сохранение некоторой средней численности, сохранение области распространения с возможными миграциями, но без значительного расселения. Стабилизация не означает прекращения эволюции, наоборот, она означает максимальную согласованность изменений организма с изменениями среды. При этом, конечно, продолжается и основной процесс дифференциации местных форм. Стабильное состояние не бывает длительным, так как всякое резкое изменение факторов внешней среды (хотя бы вторжение новой формы) должно его нарушить в том или ином направлении.

3. Биологический регресс, или вымирание, определяемое отставанием темпа эволюции данной формы от темпа изменений окружающей ее жизненной обстановки. Это не означает обязательно упрощения организации, хотя при этом возможны и дегенеративные явления. Возможно и усложнение строения организма (гиперморфоз). Однако уровень приспособленности организма к изменяющейся среде непрерывно снижается. Дифференциация вида возможна и в этом случае, хотя ее масштаб явно сокращается.

Объективным показателем биологического регресса является уменьшение численности, сокращение ареала распространения.

При этом устанавливаются нередко перерывы в распространении вида. Он сохраняется некоторое время в виде реликтов, обособленными островами, в обстановке более близкой к прежней, но затем полностью вымирает (если не произойдет благоприятного изменения соотношений).

Естественно, что наиболее яркое выражение получают различные направления эволюционного процесса именно в первом случае — при биологическом прогрессе, так как только здесь организм выдвигается вперед и перед ним раскрываются новые области и новые возможности дальнейшей эволюции. Однако мы видели, что биологический прогресс вовсе не означает обязательно усложнения организации, т. е. морфофизиологического прогресса. Между тем именно в этом последнем мы видим наиболее существенную характеристику эволюционного процесса. Таким образом, ясно, что наибольшее значение приобретают те пути морфофизиологического прогресса, т. е. усложнения организации, которые связаны с биологическим прогрессом или завоеванием новых мест в природе. В ароморфозах А. Н. Северцова мы и имеем как раз такие преобразования организации. Поэтому мы и должны, прежде всего, фиксировать наше внимание на тех предпосылках, которые в конкретных условиях эволюции приводят к ароморфозам.

Уже Э. Коп отметил, что все новые филогенетические ветви начинаются от «неспециализированных» форм. Специализированный организм слишком связан со своей ограниченной средой и не может ее покинуть. Во всех своих изменениях он следует за ее изменениями, но выйти за ее пределы, где он попадает сразу в иные условия существования, он не может, так как в этих иных условиях его смертность (главным образом, прямая элиминация) сразу повысится. Размножаемость в этих условиях окажется недостаточной для поддержания численности на известном уровне. Если все же среда коренным образом меняется, то специализированный организм оказывается недостаточно пластичным и, как правило, вымирает.

Неспециализированный организм не настолько связан с частными условиями среды, чтобы не быть в состоянии заменить их другими частными же условиями. Кроме того, и пластичность его выше благодаря большей изменчивости, большей плодовитости, более короткой жизни и, следовательно, более быстрой смене поколений и, наконец, большей абсолютной численности при более широком распространении недифференцированного вида. Таким образом, неспециализированный организм способен к более быстрой перестройке соответственно изменениям условий существования.

Неспециализированный организм не значит «неприспособленный», а означает лишь приспособленность к более широким условиям существования — он выносит довольно широкие кли-

матические различия, в своем питании он не ограничивается одним родом пищи, в своем размножении он также не требует строго специфических условий и относительно успешно избегает различных врагов. Такие неспециализированные организмы находятся, конечно, в худших условиях борьбы за существование по сравнению со специализированными во всех отношениях. Цифра их гибели как от физических, так и от биотических факторов гораздо выше. Однако эти недостатки вполне компенсируются значительной плодовитостью.

Существование неспециализированных организмов с широким распространением (с малой географической и экологической дифференциацией) показывает, что эволюция не всегда идет по пути прогрессивной дифференциации и специализации. Часть организмов изменяется вместе с изменениями среды без детальной дифференциации, сохраняет тенденцию распространить область своего обитания и борется с чрезмерной истребляемостью не столько выработкой специальных средств защиты, сколько значительной плодовитостью.

Однако возможно, что не все неспециализированные организмы являются таковыми в силу сохранения этих отношений со средой в течение всей цепи исторических изменений среды и организмов. Весьма вероятно, что, в то время как при прогрессивной дифференциации жизни подавляющая часть организмов шла по пути специализации, другие сохраняли в общем мало специализированное строение (при меняющейся организации), третьи, пусть немногие, шли в направлении утраты признаков специализации, т. е. по пути деспециализации. Деспециализация, несомненно, возможна лишь в отношении мало специализированных организмов, и в качестве таковой мы уже рассмотрели явления катарморфоza и, в частности, гипоморфоza.

Когда при довольно быстрых изменениях среды значительно обостряется борьба за существование, увеличивается и цифра гибели. При этом, с введением новых элиминирующих факторов, к которым организм еще не был приспособлен, истребляемость оказывается неизбирательной. В результате естественный отбор пойдет в направлении возможного повышения плодовитости. Неизбирательная элиминация будет способствовать также процессу беспорядочного накопления мутаций. Значительно увеличится изменчивость, и во многом начнут проявляться явления недоразвития или дегенерации, т. е. эволюция пойдет по пути катарморфоza. Если при этом особенно велика истребляемость взрослого животного, то отбор пойдет по пути раннего и интенсивного размножения, хотя бы за счет общего недоразвития (неотения) всего организма, т. е. эволюция пойдет в направлении гипоморфоza.

Дегенерации, т. е. разрушению вследствие беспорядочного накопления мутаций, подвергнутся в первую очередь все при-

знаки, связывавшие организм с теми факторами частной среды, которые теперь потеряли свое значение для организма. Чем значительнее изменения среды, тем шире захватят дегенеративные изменения всю организацию. При значительном усилении плодовитости организм может испытывать весьма далеко идущую деспециализацию. Такой деспециализированный организм будет обладать не меньшей пластичностью, чем неспециализированный.

Процесс накопления генных мутаций будет дополняться в значительной мере и процессом накопления не вполне сбалансированных хромосомальных aberrаций. Гетероплоиды (полисомики) и дубликации, сопровождающиеся некоторым снижением жизнеспособности, не будут так энергично элиминироваться. Это приведет к увеличению числа гомологических генов и к общему увеличению массы хроматина, а следовательно, к значительному повышению числа возможных мутаций. Пластичность организма будет повышаться. При большой плодовитости, раннем созревании, большой изменчивости и наличии индивидуальной элиминации он сможет быстро изменяться в различных направлениях и приспосабливаться к частным условиям существования (алломорфоз).

Если же в течение эволюции такой формы в числе новых признаков адаптации окажется такое приобретение, которое может иметь положительное значение и за пределами той среды, в которой оно развилось, то организм может пойти по совершенно новому пути. Такое приобретение может дать организму очень большие преимущества в борьбе за существование в разных условиях среды. Приобретением адаптаций широкого значения и характеризуется путь *ароморфоза*, в результате которого организм расселяется и размножается, т. е. вступает в фазу интенсивного биологического прогресса. Так, например, приобретение волосяного покрова млекопитающими дало им возможность не только проникнуть дальше в более холодные страны, но и позволило поднять температуру тела и установить ее на оптимальном уровне. Это означало, однако, поднятие интенсивности обмена веществ, а следовательно, и общее повышение жизнедеятельности животного. Большая активность животного как в добывании пищи, так и в защите от врагов давала ему огромные преимущества в борьбе за существование. Она значительно снизила цифру гибели (элиминацию) и привела к увеличению численности. Элиминация потеряла свое общее, избирательное значение, которое она имела при подавляющей для организма силе элиминирующих факторов. Организм уже в состоянии бороться, и это обусловило избирательное значение элиминации физическими и биотическими факторами. В результате — прогрессирующее приспособление к весьма разнообразным условиям существования, т. е. приобретение новых широких

адаптаций и дальнейшее повышение организации. Это снижало еще в большей мере истребляемость животного. Вместе с тем животное увеличивало свою численность и распространялось все шире. Широкое расселение ставило организм в различные условия борьбы за существование, и это обусловило расхождение признаков и начало дифференциации на местные формы. Местные условия вызвали к жизни и появление частных приспособлений к этим условиям (алломорфоз). Таким образом, *ароморфоз защищенной и потому процветающей формы вполне закономерно завершается алломорфозом.*

С увеличением численности животное, однако, рано или поздно сталкивалось с ограниченностью средств к жизни и вступало на путь косвенной борьбы, т. е. конкуренции с себе подобными. Это ускоряло расхождение признаков, т. е. процесс дифференциации. Всякая новая дифференциация и расхождение признаков означают лишь временное снятие остроты внутривидовой конкуренции. Вслед за этим размножение новой формы ведет к новому увеличению плотности населения и к дальнейшему обострению конкуренции. Этот процесс последовательной дифференциации имеет, однако, свой предел, диктуемый малой численностью и, следовательно, малой пластичностью drobных таксономических группировок.

При достижении этого предела, т. е. максимально возможной дифференциации и максимальной плотности населения, обострение внутривидовой конкуренции с ее косвенной элиминацией направляет процесс эволюции во все более ограниченное русло. *Организм, приспособленный к известной частной среде, может при условии острой конкуренции идти лишь по пути дальнейшей дифференциации и специализации.* Конкуренция и нехватка пищи (нередко периодическая — зимняя) привела к отбору на максимально экономное использование пищевых материалов. Отсюда — все большая специализация, сокращение плодовитости, продление жизни и увеличение размеров яиц, молودی и иногда возрастание величины взрослого животного. Вместе с тем жесткая индивидуальная элиминация приводит к сокращению изменчивости. Эволюция пошла по пути теломорфоза и привела к утере пластичности, т. е. к снижению темпов дальнейшей эволюции. Специализированный организм может существовать неограниченно долго при относительно постоянных условиях существования. Всякое же быстрое изменение физических или, еще важнее, биологических факторов оказывается для организма губительным. Не будучи в состоянии изменить с достаточной скоростью свою организацию, он неизбежно идет по пути биологического регресса, т. е. вымирания. Показателем того, что организм не поспевает за изменениями среды, служат иногда явления переразвития, или *гиперморфоза*.

Таким образом, *алломорфоз вполне закономерно переходит в теломорфоз*, т. е. специализацию, связанную с утерей пластичности и постепенным замиранием эволюции. Это само по себе не означает вымирания. Однако это ставит организм перед опасностью вымирания при всяком достаточно быстром изменении внешней среды с ее абиотическими и биотическими факторами. Последним выражением таких процессов и является иногда гиперморфоз.

Наиболее ярко выражалась такая типичная смена фаз эволюционного процесса при образовании всех больших групп животного царства. Образование каждой такой группы означало известное новоприобретение крупного значения (ароморфоз), ставившее организм в совершенно новые, а именно более выгодные условия борьбы за существование. Это и обусловило размножение и широкое распространение новой формы, лежащее в основе дальнейшей ее дифференциации и специализации. Так как эти последние процессы определяются в значительной мере преобладанием косвенных форм борьбы за существование (внутривидовой конкуренции), то наиболее типично протекала описываемая смена фаз (от ароморфоза к алломорфозу и теломорфозу) у форм, наиболее защищенных от прямых врагов (хотя бы и пассивными средствами защиты, как панцири, или общей величиной тела). Таким образом, мы видим в палеозое распространение, процветание и дифференциацию, а затем вымирание брахиопод (большинства), трилобитов и наутилид. В мезозое такова же судьба аммонитов; в меловом периоде такую эволюцию проделали рудисты. Из позвоночных интересен расцвет и вымирание палеозойских щитковых, а также различных панцирных и ганоидных рыб. На суше очень типична подобная же последовательная смена фаз в эволюции высших представителей данной эпохи (в которой они не имели врагов). Такова судьба стегоцефалов еще в палеозое, таков же путь эволюции рептилий в мезозое, и по тому же пути пошли птицы и млекопитающие с начала третичного периода.

Эта типичная смена форм адаптациоморфоза — от ароморфоза при непрерывной дифференциации и расхождении признаков процветающих форм к алломорфозу и затем теломорфозу — не есть, однако, единственный и неизбежный путь эволюционного процесса в целом.

Эволюция не слишком процветающих организмов, которые всегда остаются в условиях довольно острой конституциональной и межвидовой борьбы и не вступают на пагубный путь конкуренции с себе подобными, может неограниченно долго продолжаться по пути алломорфоза, причем организм непрерывно переходит из одной среды в другую (не только в смысле обязательной миграции, но и в смысле изменения самого организма и окружающей его среды).

Временами, при условии обострения борьбы, организм, при неизбирательном истреблении и отборе на плодовитость, может повернуть на путь катаморфоза. И этот путь может при возрастании элиминации привести к вымиранию. Но он же, увеличивая пластичность организма, может его вывести и на новые пути прогрессивной эволюции.

Всякое новое приобретение, дающее организму известное преимущество общего значения, позволяющее ему расширить и перенести сферу своей деятельности на новые места, может послужить началом для более интенсивной прогрессивной эволюции типа ароморфоза. Однако всякое ослабление прямой борьбы, связанное с увеличением численности и возникновением конкуренции, не только ведет к прогрессивной дифференциации, но и таит в себе опасности чрезмерной специализации. Процветание известной формы в геологическом прошлом нередко бывало провозвестником скорого вымирания.

2. Направленность эволюции и вымирание

Указанная нами типичная смена путей развития от ароморфоза через алломорфоз к теломорфозу и иногда к гиперморфозу идет под знаком биологического прогресса, ведущего к распространению и процветанию, а затем через все более детальную дифференциацию и все более узкую специализацию сначала к стабилизации, а затем при быстрых изменениях среды к не менее быстрому вымиранию. Эта типичная смена путей эволюции не есть, однако, единственно возможная последовательность адапциоморфоза. Мы уже указывали, что, оставаясь на пути алломорфоза, организм может неопределенно долго следовать за изменениями среды и переходить из одной среды в другую. В некоторых условиях борьбы за существование возможен и регресс, уничтожение приспособительных изменений, известная деспециализация, недоразвитие и даже общая дегенерация. Эти дегенеративные явления могут облегчить переход в иную среду, а увеличение пластичности может послужить отправной точкой для новых прогрессивных изменений организации. Таким образом, пути конкретной эволюции не ограничены строгими рамками, и, как правило, лишь вполне специализированные организмы не могут выйти снова на более широкую жизненную арену.

В отдельных филогенетических ветвях нередко видят эволюцию, строго направленную по одному определенному руслу, по которому организм движется к известному конечному состоянию, как бы к определенной цели. Такой путь ортогенетического развития представляет обычно результат поспешного построения филогенетических линий на слишком скудном материале. Таковым был, например, ряд предков лошади при первых

Типичная последовательность фаз эволюции

Форма адаптации	Форма борьбы з., существование	Форма элиминации	Форма естественного отбора	Результат
Отсутствие частных адаптаций (неспециализированный или деспециализированный организм)	Борьба конституциональная и межвидовая в разных условиях	Элиминация почти общая	На плодовитость и организованность	Неопределенная численность. Увеличение плодовитости
Новая адаптация общего значения	Борьба конституциональная и межвидовая в разных условиях	Элиминация почти общая и индивидуальная	На высшую организованность (общую приспособленность)	Биологический прогресс, расхождение и размножение. Ароморфоз
Адаптация частная	Борьба конституциональная и межвидовая в частных условиях	Элиминация индивидуальная	На приспособленность в частных условиях	Прогрессивная. Дифференциация. Алломорфоз
Адаптация узкая	Борьба конституциональная и межвидовая в ограниченных условиях. Борьба внутривидовая	Элиминация индивидуальная, прямая и косвенная	На экономичность и приспособленность в ограниченных условиях	Стабилизация. Специализация. Сокращение плодовитости. Пролонгация жизни. Теломорфоз
Адаптация узкая, с нарушениями (быстрое изменение внешней среды)	Борьба конституциональная и межвидовая в условиях ограниченных. Борьба внутривидовая	Элиминация индивидуальная, косвенная и прямая. Общая элиминация молчаливая	На экономичность	Уменьшение численности (угасание). Сокращение плодовитости. Пролонгация жизни. Увеличение размеров. Гиперморфоз

попытках выяснить ее родословную. По новейшим данным здесь имеется, однако, огромное количество рано отмерших боковых ветвей. Таким образом, нельзя сказать, что эволюция предков лошади шла прямо по одному пути к современному типу. Она шла в различных направлениях, но только одно направление оказалось более жизненным, чем все другие. Представление о крайней ограниченности путей развития оказалось не вполне правильным. Оно неверно даже для животных, идущих по пути телеморфоза, хотя в этом случае сама специализация и ограничивает возможные пути развития лишь немногими путями, идущими в направлении дальнейшей специализации. Конечно, если следить за историей современной формы, идя назад в глубь веков, и восстанавливать ряд ее предков, то всегда это будет один ряд, а не несколько, так как другие ряды вели к другим формам. Однако от одних и тех же древнейших форм эволюция почти всегда идет по многим различным направлениям.

С другой стороны, верно и то, что в близко родственных ветвях эволюция идет нередко в сходных направлениях, т. е. параллельно, и это зависит как от сходства в строении организма и его реакциях, так и от сходства той обстановки, в которой эти ветви развивались. Кроме того, имеются все же некоторые общие закономерности развития, которые ведут чаще всего по указанному нами направлению от ароморфоза через алломорфоз к телеморфозу. Это объясняется, однако, не давлением среды и не внутренними причинами, а известными закономерностями в смене соотношений между организмом и средой, которые мы и пытались выяснить в предыдущем изложении. Они находят свое совершенно непринужденное объяснение с точки зрения дарвиновской теории естественного отбора и расхождения признаков и не нуждаются ни в каких дополнительных гипотезах, как теории ортогенеза, номогенеза и т. п.

Особо стоит другой вопрос: ведет ли эволюция отдельных филогенетических ветвей с неизбежностью к вымиранию? Прежде всего, отметим, что о полном вымирании известной группы можно говорить только тогда, когда она не оставила после себя никаких, хотя бы и измененных, потомков. Так, например, неправильно считать всех стегоцефалов вымершими только потому, что в современной фауне нет стегоцефалов, а кистеперых рыб считать невымершими, так как и в современной фауне сохранилось два рода (*Polyptherus*, *Calamoichthys*) кистеперых рыб с несколькими видами. Стегоцефалы оказались исключительно жизненными — они дали начало всем наземным позвоночным. Следовательно, они живут в своих потомках, но только эти потомки сильно изменились. Однако огромное большинство ветвей стегоцефалов действительно вымерло. Лишь одна ветвь дала начало современным амфибиям, а другая — репти-

лиям (котилозавры), а через них и всем прочим наземным позвоночным. В качестве примеров совершенно вымерших групп можно привести динозавров или птерозавров, которые вымерли, не оставив после себя никаких потомков. Из млекопитающих можно назвать амблипод или титанотериев.

Проблема вымирания животных заключает в себе собственно целый ряд вопросов, которые не могут быть здесь полностью разобраны, но должны быть, по крайней мере, названы и освещены с точки зрения теории Ч. Дарвина.

Прежде всего, она включает вопрос о вытеснении одних форм другими — близкими. И здесь имеет место настоящее вымирание. Однако, вместе с тем, он достаточно ясен, так как совершается в большом масштабе у нас на глазах. Это явный результат борьбы за существование, в которой постоянно происходит процесс замещения одних форм другими, более приспособленными к данным условиям существования. Такое замещение происходит в особенности часто при изменении среды, когда формы, до того вполне приспособленные, теряют свои преимущества в борьбе за существование. Известные примеры вытеснения черной крысы серой, западного рака — восточным, черного таракана — пруссаком, местами зайца беляка — русаком представляют собой начальные фазы такого процесса. Кроме такого вытеснения, представляющего иногда результат межвидовой конкуренции, иногда — результат конституциональной борьбы или преобладающего прямого уничтожения одного из двух близких видов хищниками, паразитами или эпидемиями, нередки и явления вымирания какой-либо формы без ее замещения какой-либо близкой формой, т. е. без всяких элементов конкуренции. Вопрос о вымирании отдельных форм без их непосредственного вытеснения близко родственными, но более адаптированными формами должен быть поэтому выделен и рассмотрен отдельно.

В историческое время вымерло очень большое число форм. Вымирание это продолжается и на наших глазах. Многие формы уничтожаются непосредственно человеком, большинство же гибнет вследствие тех изменений, которые человек вносит в условия их существования. Однако и независимо от деятельности человека такое вымирание имеет место и происходило постоянно и в прежние геологические эпохи.

Непосредственные причины этого вымирания могут быть весьма различными, но в основном они лежат в изменениях внешней среды, под которыми, конечно, подразумеваются не столько изменения в физических факторах среды (климат), сколько изменения в биологической обстановке, т. е. во всем биоценозе. Это, однако, лишь непосредственные причины. Ведь при наличии одних и тех же изменений одни организмы вымирают, а другие начинают получать преобладание и выходить на

путь биологического прогресса. Корни всего явления лежат гораздо глубже, и неудивительно, что большинство авторов ищет причины вымирания не во внешней среде, а в самих организмах, полагая, что внутренние причины направляют эволюцию к какому-то фатальному концу. Но это также неправильное решение вопроса.

Мы уже касались проблемы вымирания и отмечали, что, как весь процесс эволюции направляется конкретными соотношениями между организмом и средой (в их изменениях), так, в частности, и путь эволюции, ведущий к вымиранию, является результатом своеобразного изменения этих соотношений.

Чаще всего вымирают специализированные формы, как это отметили Э. Коп, Ш. Депере, О. Марш и многие другие палеонтологи. Однако иногда весьма специализированные формы существуют неопределенно долгое время. Дело, следовательно, не в одной специализации. Мы видели, что специализация (телеморфоз) ведет к тесной связанности организма с весьма ограниченной средой. Условия ограниченной среды всегда менее устойчивы, а ограниченные территории легче подвергаются коренным изменениям. Между тем специализированный организм мало пластичен и не может ответить быстрым изменением на изменение внешней среды. Отставая в темпах своей эволюции от изменений среды, он теряет свою приспособленность и вымирает. Это обычный путь депрессивного вымирания специализированных форм. В случае большой смертности молоди нередко при этом вымиранию предшествует продление роста и неуклонное увеличение размеров тела, приводящее к нарушению пропорций и эксцессивному развитию отдельных органов. Явления такого переразвития (гиперморфоз) мы, однако, не будем считать внутренней причиной вымирания: оно является лишь показателем возросшей истребляемости и показателем недостаточных темпов изменений организма (недостаточно быстрая перестройка системы корреляций, регулирующих относительный рост органов).

В случае же большой смертности взрослых эволюция пойдет в направлении раннего созревания и сокращения жизни, а также по пути более или менее широкого недоразвития органов взрослого животного, т. е. по пути прогрессивной дегенерации (катаморфоз).

И эти дегенеративные явления нельзя рассматривать как причину вымирания, а лишь как показатель возросшей истребляемости и недостаточных темпов приспособительной перестройки организма. Организм теряет свою прежнюю адаптивность, но не успевает приобрести новую. Это путь дегенеративного вымирания (например, пещерный медведь).

Такая же дегенерация может начаться, очевидно, и у мало специализированного организма, и она также может закон-

читься вымиранием, однако при большей пластичности мало специализированных организмов это не единственно возможный исход. При достаточной плодовитости и возможном ее повышении мало специализированный организм может с гораздо большей скоростью перестроиться соответственно новым требованиям среды (и даже пойти по пути нового прогресса).

Во всех этих случаях мы рассматриваем вымирание либо как выражение непосредственного поражения в борьбе за существование с новыми конкурирующими формами (вытеснение) или с новыми факторами среды (истребление), либо как результат более длительного состязания в темпах эволюции с изменениями среды (связанными с эволюцией и миграцией других форм), в котором организм рано или поздно оказывается побежденным.

Специализация сама по себе не есть причина вымирания, но она дает для этого весьма благоприятные предпосылки. Явления переразвития и эксцессивного развития органов, явления недоразвития и дегенерации также не являются причиной вымирания; они являются лишь показателями неблагоприятно складывающихся соотношений между организмом и средой вследствие расхождения между темпами их изменений.

3. Эволюция как историческое самодвижение системы организм — среда

Известно ленинское определение развития: «Развитие есть „борьба“ противоположностей. Две основные (или две возможные? или две в истории наблюдающиеся?) концепции развития (эволюции) суть: развитие как уменьшение и увеличение, как повторение, и развитие как единство противоположностей (раздвоение единого на взаимоисключающие противоположности и взаимоотношение между ними).

При первой концепции движения остается в тени *само* движение, его *двигательная* сила, его источник, его мотив (или сей источник переносится *во вне* — бог, субъект etc.). При второй концепции главное внимание устремляется именно на познание *источника „само“* движения.

Первая концепция мертва, бледна, суха. Вторая — жизненна. *Только* вторая дает ключ к „самодвижению“ всего сущего; только она дает ключ к „скачкам“, к „перерыву постепенности“, к „превращению в противоположность“, к уничтожению старого и возникновению нового»¹.

И в процессе эволюции, как одной из наиболее интересных и сложных форм движения, мы не можем видеть лишь рост и

¹ Ленин В. И. К вопросу о диалектике. — Полн. собр. соч., 5-е изд., т. 29, с. 317.

повторение, хотя они и входят в понятие эволюции как необходимые ее элементы. Основным является образование новых качеств организма — новых форм жизни. Эти высшие проявления исторического развития организмов являются результатом борьбы противоположностей — организма и среды как неразделимых частей единой природы.

Будучи неотъемлемой частью самой природы, организм при своем возникновении обособился и противопоставил себя остальной природе как *внешней среде*. В непрерывном взаимодействии с факторами среды он все более выявлял себя своей активностью, в непрерывной борьбе вырывая из этой среды все необходимое для своего собственного существования. За счет внешней среды организм строит самого себя и, со своей стороны, вносит в эту среду продукты своей деятельности.

Первоначально простые соотношения дифференцировались все больше, все сильнее обострялась борьба, а вместе с тем все глубже связывался организм с окружающей средой, все более тесное единство они образовывали. В процессе исторических преобразований соотношения между организмом и средой непрерывно менялись, и эти изменения обусловлены как изменениями внешней среды (включающей и другие организмы), так и изменениями, т. е. эволюцией, самого организма.

Движущей силой последней является борьба противоположностей, борьба организма и среды, т. е. то, что Ч. Дарвин назвал борьбой за существование (понимая эту борьбу в самом широком смысле, включающем и разные формы коллективной борьбы и взаимопомощи). В этой борьбе находят свое выражение все сложнейшие противоречия между организмом и средой (со всеми ее абиотическими и биотическими факторами), которые непрерывно нарастают по мере усложнения среды (в особенности биотической обстановки) и разрешаются путем дифференциации, т. е. усложнения строения самого организма.

В своей исторической борьбе за существование организм пользуется всеми доступными ему средствами для все более полного извлечения из окружающей его среды необходимых жизненных средств. Однако эта борьба ведется не в одиночку, а всей массой спаривающихся между собой особей одного типа, причем основным средством этой борьбы является размножаемость организма. С другой стороны, противодействие среды выражается уничтожением множества особей. Противоречие между размножаемостью организма и его истребляемостью факторами среды является основной движущей силой эволюции, так как в этом истреблении гибнут более слабые особи, а выживают наиболее стойкие и вооруженные. Это поднимает организм (данного вида) на более высокий уровень, вызывает, однако, и ответное изменение в окружающей среде (главным образом, биотической), непрерывно усиливающей свое противодействие

возрастающему натиску организма. Историческое развитие организма состоит в непрерывном образовании новых форм, и каждая новая форма противопоставляет себя старой и вступает с ней в борьбу. В этой борьбе происходит непрерывное уничтожение (отрицание) старого и выдвижение новых форм жизни.

В процессе эволюции происходит также непрерывный процесс раздвоения единого вида (дифференциация) на противостоящие друг другу противоположности (экотипы, разновидности), и в борьбе этих противоположностей лежит основа одного из важнейших положений теории Ч. Дарвина — принципа дивергенции форм (или адаптивной радиации). Борьба за существование становится все более сложной и более напряженной. Усложнение среды (для данного организма) и форм борьбы неизбежно ведет к новому усилению естественного отбора и в результате этого — к новому усложнению строения организма. Однако организм не только противостоит среде, он также и связан с нею необходимостью добывания в ней всех средств и условий для своего собственного существования и размножения. По мере усложнения состава среды (главным образом биотической) и усложнения строения организма, и связи организма со средой становятся все более сложными и глубокими.

Так, поднимаясь все выше, организм в своем историческом развитии достигает все более дифференцированных форм (которые образуют все более точно согласованное целое, т. е. процессы дифференциации всегда сопровождаются непрерывной интеграцией). Это движение вперед не совершается по прямой и не является равномерным. Оно сопровождается частичными возвратами (регресс), частичными повторениями (конвергенция, «итеративы»). Бурные, временами, темпы развития сменяются периодами почти полного застоя. В этой непрерывной эволюции заслуживают особого внимания более значительные качественные преобразования (скачки), ставящие организм на существенно новые позиции, оказывающиеся выходными в новом широком наступлении на окружающую среду. Это ароморфозы, знаменующие собой значительный подъем — установление новых, высших форм организации, с новыми органами и, следовательно, с новыми связями организма со средой. Вслед за ароморфозами повторяется адаптивная радиация форм на более высокой основе. При этом в сходной среде развиваются многие экологические формы, напоминающие прежние (конвергенция). Эволюция в целом идет не по прямой линии непрерывного прогресса, а как бы по спирали, с частичными возвратами и повторениями, происходящими каждый раз на новом уровне (необратимость эволюции). В смене соотношений между изменяющимся организмом и средой (алломорфозы) борьба может принять весьма различные формы, и нередко организм пере-

ходит, так сказать, от наступления к защите и укрывается от открытой и разнообразной борьбы, ограничивая ее более узкими рамками борьбы в специальных условиях. В этом случае устанавливается, однако, более тесная зависимость организма от этих именно специальных условий существования (телеморфоз). Специализированный организм теряет свою пластичность, и наступающее нередко быстрое изменение этих условий среды легко приводит такой организм к гибели (вымирание).

Вымирание не есть, однако, неизбежное следствие самого эволюционного процесса (подобно тому как смерть есть результат процесса индивидуального развития). Это есть лишь показатель недостаточных темпов эволюции организма, отстающего в своих изменениях от изменений в окружающей среде. И вместе с тем отмирание всего старого, менее совершенного, всего отстающего в своем развитии от остальной природы (в первую очередь от других организмов) есть основное условие возникновения и распространения новых, более высоких форм жизни, заступающих место старых, уже отживших.

Эволюция в целом безгранична, но эта неограниченность достигается ценой постоянного ее ограничения лишь немногими биологическими прогрессивными особями, дающими начало новым видам, и прогрессивными видами, дающими начало новым филогенетическим ветвям организмов.

Мы начали этот раздел со слов В. И. Ленина и можем закончить словами Ленина: «Развитие, как бы повторяющее пройденные уже ступени, но повторяющее их иначе, на более высокой базе («отрицание отрицания»), развитие, так сказать, по спирали, а не по прямой линии; — развитие скачкообразное, катастрофическое, революционное; — «перерывы постепенности»; превращение количества в качество; — внутренние импульсы к развитию, даваемые противоречием, столкновением различных сил и тенденций, действующих на данное тело или в пределах данного явления или внутри данного общества; — взаимозависимость и теснейшая, неразрывная связь *всех* сторон каждого явления (причем история открывает все новые и новые стороны), связь, дающая единый, закономерный мировой процесс движения, — таковы некоторые черты диалектики, как более содержательного (чем обычное) учения о развитии»¹.

ЛИТЕРАТУРА

Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Пг.: Госиздат, 1922.

Берг Л. С. Яровые и озимые расы у проходных рыб. — Изв. АН СССР, ОМЕН, 1934, № 5.

¹ Ленин В. И. Карл Маркс. — Полн. собр. соч., т. 26, с. 55.

- Бровар Б. Биомеханика холки.— Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1935, т. 2.
- Вульф Ф. В. Полиплоидия и географическое распространение растений.— Усп. совр. биол., 1937, т. 7.
- Дарвин Ч. Прирученные животные и возделанные растения. Собр. соч., т. III. СПб., 1900.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. (Соч., т. III. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939).
- Депере Ш. Превращения животного мира. Перев. с франц. Пг., 1915.
- Дубинин Н. П. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции.— Журн. эксперим. биол., 1931, т. 7.
- Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетические основы строения вида и его эволюция.— Биол. журн., 1932, т. 1.
- Дубинин Н. П., Соколов Н. Н., Тияков Г. Г. Внутривидовая хромосомная изменчивость.— Биол. журн., 1937, т. 6.
- Гаузе Г. Генетика и экология в учении о естеств. отборе.— Усп. совр. биол., 1937, т. 6.
- Гексли Дж. Естественный отбор и эволюционный прогресс.— Усп. совр. биол., 1937, т. 7.
- Гиляров М. Зависимость строения аппарата жаберной крышки от формы головы у костистых рыб.— Наук. зап. Київск. держ. унив., 1937, т. 2.
- Камшилов М. М. Отбор в различных условиях проявления признака.— Биол. журн., 1935, т. 4.
- Карпентер Г., Форд Э. Мимикрия./Пер. с англ. М.: Биомедгиз, 1935.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. М.; Л.: Госмедиздат, 1938.
- Кирпичников В. С. Роль ненаследственной изменчивости в процессе отбора.— Биол. журн., 1935, т. 4.
- Ламарк Ж. Б. Философия зоологии. Перев. с франц. М.; Л.: Биомедгиз, 1935.
- Левитский Г. А. О явлениях недоразвития в органах размножения спаржи.— Тр. по прикл. бот. и селекции, 1925, т. 14.
- Ленин В. И. Карл Маркс.— Полн. собр. соч., т. 26, изд. 5-е. М.: Госполитиздат, 1961.
- Ленин В. И. К вопросу о диалектике.— Полн. собр. соч., изд. 5-е, т. 29. М.: Госполитиздат, 1963.
- Лукин Е. И. О параллелизме наследственной и ненаследственной изменчивости.— Уч. зап. Харьк. ун-та, 1936, т. 6/7.
- Малиновский А. А. Роль генетических и фенотипических явлений в эволюции вида.— Изв. АН СССР, серия биол., 1934, № 4.
- Матвеев Б. С. О расхождении признаков в онтогенезе костистых рыб.— В кн.: Сб. «Памяти акад. А. Н. Северцова». М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, т. II.
- Машковцев А. А. Смена эндогенных и экзогенных факторов эмбрионального развития в онтогенезе и филогенезе.— Изв. АН СССР, серия биол., 1936, т. 5.
- Морган Ллойд. Привычка и инстинкт. СПб.: Изд-во Павленкова, 1899.
- Морган Т. Г. Экспериментальные основы эволюции. Перев. с англ. М.: Биомедгиз, 1936.
- Павлова М. В. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи.— М.; Пг.: Госиздат, 1924.
- Поляков И. М. Проблема классификации адаптаций.— Уч. зап. Харьк. ун-та, 1936а, т. 5.
- Поляков И. М. Проблема направленности органической эволюции.— Тр. н.-и. зоолого-биол. ин-та Харьк. гос. ун-та, 1936б, т. 1.
- Сапегин А. А. Наблюдения над «перерождением» искусственного сорта смеси.— Тр. Одесск. с.-х. селек. ст., 1922, т. 6.
- Северцов А. Н. Современные задачи эволюционной теории. М., 1914.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. 2-е изд. М.; Л.: Биомедгиз, 1934 (1-е изд. 1925).
- Северцов С. А. Закон адаптивной радиации Осборна и современные эволюционные теории.— Природа, 1936, № 2.

- Соболев Д. Начала исторической биогенетики. Симферополь, 1924.
- Сукачев Б. Н. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида.— Юбил. сборн. И. П. Бородина. Л., 1927.
- Сутулов А. О засоряющей мен развесистой гречихе.— Природа, 1916, № 11.
- Сушкин П. Обратим ли процесс эволюции.— Сб.: Новые идеи в биологии, т. 8. Пг., 1915.
- Филиппченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии. М.: Изд. Сабашниковых, 1926.
- Фризен Г. Г. Рентгеноморфозы у *Drosophila melanogaster*.— Биол. журн., 1935, т. 4.
- Харланд С. К. Генетическая концепция вида.— Усп. совр. биол., 1937, т. 6.
- Холден Дж. Б. С. Факторы эволюции. М.; Л.: Биомедгиз, 1935.
- Цингер Н. В. О засоряющих посевах льна видах *Camelina* и *Spergula* и их происхождении.— Тр. Бот. музея Импер. Акад. Наук, 1909, т. 6.
- Цингер Н. В. О подвидах большого погремка (*Alectorolophus major* Rchb.). Вологда: Сев. печатник, 1928.
- Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики.— Журн. exper. биол., 1926, т. 1/2.
- Шмальгаузен И. И. Интегрирующие факторы эволюции.— Природа, 1938а, № 6.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изд-во АН СССР, 1938б.
- Шмальгаузен И. И. Значение корреляции в эволюции животных.— Тр. Ин-та эвол. морф. АН СССР. Сб. Памяти акад. А. Н. Северцова, т. I, 1939.
- Шмальгаузен И. И. Темп эволюции и факторы его определяющие.— Журн. общ. биол., 1943, т. 4, № 5.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М.: Советская наука, 1946.
- Элтон Ч. Экология животных. Пер. с англ. Л.: Биомедгиз, 1934.
- Энгельс Ф. Диалектика природы. Маркс К. и Энгельс Ф. Соч. 2-е изд., т. 20, М.: 1961.
- Abel O. Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart, 1912.
- Abel O. Lehrbuch der Paläozoologie. Jena: Fischer, 1924.
- Abel O. Das biologische Trägheitsgesetz.— Biol. gen., 1928, Bd. 4.
- Abel O. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena: Fischer, 1929.
- Abel O., Kyrle G. Die Drachenhöhle bei Mixnitz. Wien, 1931.
- Baer K. E. Ueber Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg, 1828, 1837.
- Baldwin J. M. Development and evolution. N. Y., 1902.
- Baur E. Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung *Anthrimum* Sektion *Anthrinnastrum*.— Ztschr. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 1932, Bd. 63.
- Beer G., de. Embryology and evolution. Oxford, 1930.
- Beljaeff M. M. Ein Experiment über die Bedeutung der Schutzfärbung.— Biol. Zentralbl., 1927, Bd. 47.
- Benson S. B. Concealing coloration among some desert rodents of the South-western United States.— Univ. Calif. Publ. Zool., 1933, vol. 10, N 1.
- Beurlen K. Das Gesetz der Überwindbarkeit des Todes in der Biologie. Breslau, 1933.
- Boas J. Ueber Neotenie.— Festschr. f. Gegenbaur, 1896.
- Bolk L. Das Problem des Menschwerdung. Jena, 1926.
- Bumpus H. C. The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow, *Passer domesticus*.— Biol. Lect. Mar. Biol. Lab. Woods Hole Lect., 1899, vol. 11.
- Conn N. W. The method of evolution. 1900 (цит. по: Baldwin, 1902).
- Cope E. D. The origin of the Fittest. N. Y., 1887.
- Cope E. D. The primary factors of organic evolution. Chicago, 1896 (1904).
- Crampton N. E. On a general theory of adaptation and selection.— J. Exp. Zool., 1905, vol. 2.

- Cuénot L.* La genese des espèces animales. P., 1911 (1921).
Cuénot L. L'adaptation. P., 1932.
Cuvier G. Recherches sur les ossements fossiles. P., 1812.
Cesnola A. P. Preliminary note on the protective value of colour in *Mantis religiosa*.—*Biometrika*, 1904, vol. 3.
Delboeuf T. La matière brute et la matière vivante: Etude sur l'origine de la vie et de la mort. P.: Balliere et C., 1887.
Detto C. Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Jena, 1904.
Dollo L. Les lois de l'évolution.—*Bull. Soc. Belg. Géol.*, 1893, t. 7.
Dombrowski B. Ein Versuch der Analyse einiger Korrelationen.—*Ztschr. Anat. und Entw.-Gesch.*, 1926, Bd. 79.
Dubois E. Die phylogenetische Grosshirnzunahme, autonome Vervollkommnung der animalen Funktionen.—*Biol. gen.*, 1930, Bd. 6.
Eimer Th. Untersuchungen über das Variieren das Mauereidechse. B., 1881.
Eimer Th. Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften und nach Gesetzen des organischen Wachstums I. Jena, 1888.
Eimer Th. Die Entstehung der Arten. II. Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig, 1897.
Fischer R. A. The evolution of dominance.—*Biol. Rev.*, 1931, vol. 6.
Ford H. D., Ford E. B. Fluctuation in numbers and its influence on variation in *Melitaea aurinia*.—*Trans. Entomol. Soc.*, 1927, vol. 78.
Franz V. Der biologische Fortschritt. Jena, 1935.
Friesen H. Röntgenomorphosen bei *Drosophila*.—*Roux'Arch. Entw.-Mech.*, 1936, Bd. 134.
Fuld E. Über Veränderungen der Hinterbeinknochen infolge Mangels der Vorderbeine.—*Arch. Entw.-Mech.*, 1901, Bd. 11.
Garstang W. Theory of recapitulation. A critical restatement of the biogenetic law.—*J. Linn. Soc.*, 1922, vol. 35.
Gause G. F. The struggle for existence. Baltimore, 1934.
Goldschmidt R. Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation. I—VII.—*Roux' Arch. Entw.-Mech.*, 1924, Bd. 101; 1929, Bd. 116; 1932, Bd. 126; 1934, Bd. 130.
Goldschmidt R. Geographische Variation und Artbildung.—*Naturwissenschaften*, 1935, Jg. 23, H. 11.
Gonsalez.—*Amer. Natur.*, 1923, vol. 57 (цит. по: Холден, 1935).
Gordon C. An experiment on a released population of *Drosophila melanogaster*.—*Ibid.*, 1935, vol. 69.
Gottschick F. Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heisser Quellen.—*Jen. Ztschr. Naturwiss.* N. F., 1919/1920, Bd. 56 (49).
Grinell J. A geographical study of the kangaroo rat in California.—*Univ. Calif. Publ. Zool.*, 1922, vol. 24 [цит. по: Камкаров, 1938].
Gulick J. T. Evolution, racial and habitudinal.—*Carnegie Inst. Publ.*, 1905, vol. 25.
Haacke W. Gestaltung und Vererbung. Leipzig, 1893.
Harms J. W. Die Realisation von Genen und die konsekutive Adaption, I.—*Ztschr. Wiss. Zool.*, 1929, Bd. 133.
Harms J. W. Wandlungen des Artgefüges. Leipzig, 1934.
Harnly M. H., Harnly M. L. The effects of the gene on growth and differentiation as shown by the temperature responses of pennant and its heterozygote in *Drosophila melanogaster*.—*J. Exp. Zool.*, 1936, vol. 74.
Harrison J. W. Genetical studies in the moths of the genus *Oporabia*.—*J. Genet.*, 1920, vol. 9.
Harrison J. W. A further induction of melanism in *Silenia bilunaria*.—*Proc. Roy. Soc. London*, 1927, vol. 101B.
Hartmann E. Wahrheit und Irrtum im Darwinismus. B., 1875 [цит. по: L. Plate, 1913].

- Headley F. W. Problems of evolution. L., 1901. (цит. по: Baldwin, 1902).
- Heincke Fr. Naturgeschichte des Herings. I. Die Localformen und Wanderungen des Herings in europäischen Meeren.— Abh. Dtsch. Seefisch. Vereins, 1898, Bd. II.
- Hersh A. Evolutionary relative growth in the titanotheres.— Amer. Natur., 1934, vol. 68.
- Hertwig R. Abstammungslehre und neuere Biologie. Jena: Fischer, 1927.
- Hesse R. Stufenleiter der Organisationshöhe der Tiere.— Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss. Math. Naturwiss. Kl. Berlin, 1929, H. 1.
- Hilgendorf Fr. Planorbis multiformis im Steinheimer Süßwasserkalk.— Monatsber. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1866. (цит. по: O. Abel, 1929).
- Hilgendorf Fr. Der Übergang des Planorbis multiformis zum Planorbis multiformis oxystomus.— Arch. Naturk. Beih., 1901 (цит. по: O. Abel, 1929).
- Hiltzheimer M. Natürliche Rassengeschichte der Haussäugetiere. B., 1926.
- Huxley J. S. Problems of relative growth. L., 1932.
- Jaechel U. Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Jena, 1902.
- Jordan K. Der Gegensatz zwischen geographischer und nicht geographischer Variation.— Ztschr. Wiss. Biol., 1905, Bd. 83.
- Koken E. Paläontologie und Deszendenzlehre. Jena: Fischer, 1902.
- Kühn A. Physiologie der Vererbung und Artumwandlung.— Naturwissenschaften, 1935, Bd. 23.
- Larger R. Théorie de la Contre-Évolution ou dégénérescence (par l'hérédité pathologique. P., 1927 (цит. по: O. Abel, 1929).
- Leche W. Ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften.— Biol. Zentr.-Bl., 1902, Bd. 22.
- Linsdale J. Variations in the Fox Sparrow.— Univ. Calif. Publ. Zool., 1928, vol. 30 (цит. по: Кашкаров, 1938).
- Lotsy J. P. Evolution by means of hybridisation. Hague, 1916.
- Matthew W. D. The evolution of the Horse.— Quart. Rev. Biol., 1926, vol. 1.
- Mayer Ad. Kriesenepochen und Wendepunkte des biologischen Denkens. Jena, 1935.
- Mivart St. G. On the genesis of species. N. Y., 1871.
- Morgan Lloyd. Habit and instinct. L., 1896.
- Nauck E. Th. Über unwegige Entwicklung.— Morphol. Jb., 1931, Bd. 66.
- Nägeli C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München, Leipzig, 1884.
- Osborn H. F. A mode of evolution requiring neither natural selection nor the inheritance of acquired characters.— Trans. N. Y. Acad. Sci., 1896 (цит. по: Baldwin, 1902).
- Osborn H. F. Organic selection.— Science. N. S., 1897, vol. 6 (цит. по: Baldwin, 1902).
- Osborn H. F. Ursprung und Entwicklung des Lebens. Stuttgart, 1930.
- Parr A. E. Adaptatiogenese und Phylogenese. B., 1926.
- Plate L. Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. Leipzig. Berlin, 1913.
- Plate L. Über Erklärung der Parallelformen von Somationen und Mutationen.— Ztschr. induct. Abstammungs- und Vererbungslehre, 1935, Bd. 68.
- Poulton E. B.— Science, 1897 (цит. по: Baldwin, 1902).
- Radl Em. Geschichte der biologischen Theorien seit dem Ende des siebzehnten Jahrhunderts. II. Leipzig, 1909.
- Reinig W. F. Elimination and selection. Jena: Fischer, 1938.
- Rensch B. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. B., 1929.
- Robson G. C., Richards O. W. The variation of animals in nature. L., 1936.
- Romanes G. Physiological selection.— J. Linn. Soc., 1886, vol. 19.
- Romanes G. Darwin und nach Darwin. III. Leipzig, 1897.
- Rosa D. Die progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zur Entstehung der Arten. Jena, 1903.

- Sewertzoff A. N.* Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena: Fischer, 1931.
- Sexton E., Clark A., Spooner G. M.* Some new eye-color changes in *Gammarus chevreuxi*.— J. Mar. Biol. Assoc., 1930, vol. 17.
- Simpson G. G.* Tempo and mode in evolution. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1944.
- Sumner F. B.* Some effects of external conditions upon the white mouse.— J. Exp. Zool., 1909, vol. 7.
- Sumner F. B.* Genetic studies of several geographic races of California deer-mice.— Amer. Natur., 1915, vol. 49.
- Sumner F. B.* Geographic variation and Mendelian inheritance.— J. Exp. Zool., 1920, vol. 30.
- Thienemann A.* Die Silberfelchen des Laacher Sees.— Zool. Jb. Syst., 1912, Bd. 32.
- Thompson E., Bell L., Pearson K.* A third cooperative study of *Vespa vulgaris*.— Biometrika, 1911, vol. 8.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Über die Vitalität einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei *Drosophila funebris* und ihre Abhängigkeit vom «genotypischen» und vom äusseren Milieu.— Ztschr. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre, 1934, Bd. 66.
- Tschulok P. S.* Deszendenzlehre (Entwicklungslehre). Jena: G. Fischer, 1922.
- Turesson G.* The selective effect of climat upon the plant species.— Hereditas, 1930, vol. 14.
- Vries H., de.* Die Mutationstheorie. I—II. Leipzig, 1901—1903.
- Wagner M.* Die Darwinsche Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Leipzig, 1868.
- Wagner M.* Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Basel, 1889.
- Weismann A.* Über Germinal-Selection. Jena, 1896.
- Weismann A.* Vorträge über Deszendenztheorie: Bd. I—II. Jena: Fischer, 1904.
- Wetstein R.* Deszendenztheoretische Untersuchungen. I.— Denkschr. Akad. Wiss., Wien, 1901, Bd. 70.
- Wigand A.* Der Darwinismus und die Naturforschung Newton's und Cuvier's; Braunschweig, 1874—1875. Bd. I—III.
- Willey A.* Convergence in evolution. L., 1911.
- Woskoboinkoff M.* Der Apparat der Kiemenathmung bei den Fischen.— Zool. Jb. Abt. Phys., 1932, Bd. 55.
- Wright S.* Physiological and evolutionary theories of dominance.— Amer. Natur., 1934, vol. 68.
- Zimmermann W.* Grundfragen der Deszendenzlehre. Stuttgart, 1934.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

СОВРЕМЕННОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ВОПРОСА О ФАКТОРАХ ЭВОЛЮЦИИ

Успехи в изучении динамики генетического состава популяции привели к пересмотру вопроса о факторах эволюции и видообразования. Так как внимание было при этом сконцентрировано только на внутривидовой дифференциации, то это привело к ограничению проблемы эволюции и введению ряда новых факторов (видообразования).

В настоящее время обычно различают следующие друг от друга независимые факторы эволюции:

1. Мутирование.
2. Естественный отбор.
3. Случайные изменения при ограниченности популяции и
4. Ограничение свободы скрещивания при разных формах изоляции.

Ясно, что в этом расчленении факторов эволюции имеется сопоставление весьма разнородных и далеко не равноценных явлений.

Мутирование является основой индивидуальной изменчивости. Однако само мутирование не определяет ни направления, ни темпов эволюции. Простое накопление мутаций ведет только к дезинтеграции и не может привести к каким-либо конструктивным изменениям. Однако накопление и комбинирование мутаций под контролем естественного отбора является основой эволюции. Ясно, что мутирование, строго говоря, — не фактор, а источник материала для эволюции.

Естественный отбор является фактором направленного изменения состава популяции и преобразования морфофизиологической организации отдельных ее особей. Естественный отбор определяет прогрессивное приспособление организмов к условиям их существования и является единственным фактором, определяющим интеграцию признаков и частей и эволюцию организма как целого.

Случайные изменения в генетическом составе могут иметь местное значение в отдельных изолированных популяциях и в особенности при наличии значительных колебаний численности (популяционные волны). В малых популяциях они могут быть зафиксированы лишь в условиях строгой изоляции. Даже в небольших, но устойчивых популяциях их значение во всяком случае перекрывается естественным отбором. Ни в коем случае

нельзя считать процессы случайного накопления и выпадения генов в популяциях обязательным условием ни видообразования, ни эволюции вообще.

Ограничение свободы скрещивания (панмиксии) при различных формах изоляции имеет бесспорно большое значение для установления внутривидовой дифференциации. Поэтому различные виды изоляции являются обязательным условием типичного видообразования (в пространстве). Однако изоляция не является необходимым условием эволюции. Последняя может идти без дифференциации форм при историческом преобразовании всей массы особей данного вида (видообразование во времени). При этом данный вид организмов может проходить последовательные стадии оформления новых видов по мере изменения окружающей обстановки. Таким образом, ни панмиксия, ни ее ограничение не являются обязательными условиями эволюции, хотя и имеют значение весьма существенных факторов, определяющих формы и скорость этой эволюции.

При перечне этих общепризнанных факторов бросается в глаза отсутствие указаний на роль внешней среды. Отчасти этот дефект восполняется введением дополнительного 5-го фактора: вселения в экологическую нишу (W. Ludwig).

Вселение в экологическую нишу, не занятую другими конкурентоспособными организмами, является, несомненно, исключительно важным фактором эволюции. Однако, как и изоляция, он определяет лишь возможность размножения и дифференциации. Эволюция вида в целом не требует вхождения в новые экологические ниши.

Направление эволюции дается при любых формах изоляции и в любой экологической нише только конкретными взаимоотношениями с неорганическими и биотическими факторами данной среды, т. е. тем, что Дарвин назвал борьбой за существование. К сожалению, именно этот важнейший агент и выпал из современных представлений о факторах эволюции.

Что современная наука, стремясь к точным формулировкам, избегает таких расплывчатых понятий, как «борьба за существование», вполне понятно. Под влиянием популяционной генетики центр внимания перенесен на механизм естественного отбора, действие которого может быть учтено с любой точностью. Иногда даже пытаются поставить знак равенства между борьбой за существование и естественным отбором. Однако дарвиновское понимание борьбы за существование, во всяком случае, весьма отлично от понимания естественного отбора. К. Тимирязев и Л. Морган пытались заменить понятие Дарвина новым понятием «элиминация». Последнее сходно с обычным представлением об отрицательном отборе и является, безусловно, значительным ограничением понятия борьбы за существование, при котором оно теряет свою динамичность.

Полностью заменить дарвиновское понятие невозможно. Однако можно его немного уточнить и внести при этом полную определенность. Кроме того, его необходимо расчленить на ясно ограниченные категории. Под борьбой за существование в широком смысле следует понимать только борьбу за жизнь особей данного вида (или популяции), т. е. внутривидовой процесс, а не борьбу всех против всех. Не отрицая значения ранее перечисленных факторов и особо отмечая большую роль изоляции и вселения в экологическую нишу для видообразования, мы все же должны отметить, что необходимыми условиями, определяющими возможность эволюции являются только дарвиновские факторы: 1) мутирование или наследственная изменчивость как материал; 2) борьба за существование как контролирующий и направляющий фактор, и 3) естественный отбор как преобразующий механизм эволюции.

Таким образом, после 100 лет непрерывной борьбы за дарвинизм, после колоссальных успехов в развитии биологии, после расцвета двух новых биологических дисциплин, разрабатывающих вопросы о факторах эволюции, — экологии и генетики, после глубочайшей разработки генетической теории естественного отбора и многочисленных полевых и экспериментальных исследований популяционной генетики, мы по необходимости должны вернуться к первоначальным формулировкам Дарвина. С другой стороны, однако, в понимание основных положений теории Дарвина вносится гораздо больше ясности и это позволяет с неизмеримо большей точностью учесть значение каждого фактора. В дальнейшем мы в отдельности рассмотрим сначала факторы эволюции вообще, а затем, в главе об органическом многообразии, рассмотрим значение других факторов, которые играют основную роль в видообразовании.

ХИМИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МУТАЦИЙ И ИХ ВЫРАЖЕНИЙ

Важнейшей субстанцией в составе хромосом является, по современным данным, дезоксирибонуклеиновая кислота (DNA), молекула которой состоит из длинной спирально закрученной парной цепочки нуклеотидов, т. е. сахарофосфатных групп, связанных меж собой парами пуриновых и пиридиновых оснований. В настоящее время нельзя еще сказать, лежит ли в основе каждой хромосомы одна гигантская молекула ДНК или эти молекулы формируют лишь отдельные гены. Во всяком случае, каждая молекула ДНК характеризуется определенным чередованием четырех возможных оснований в виде двух дополняю-

щих пар — тимин с аденином и цитозин с гуанином. Порядок этого чередования определяет индивидуальность каждой молекулы. Обе пары оснований каждого звена связаны меж собой слабой водородной связью. Разрыв этих связей ведет к продольному расщеплению всей молекулы. Каждая отдельная цепочка способна присоединить к себе дополняющие группы каждого звена и таким образом восстановить свое нормальное парное строение. Таким образом, молекула ДНК способна к самовоспроизведению. Вместе с тем, по-видимому, молекула ДНК контролирует также синтез других специфических клеточных субстанций с индивидуализированной структурой и прежде всего рибонуклеиновой кислоты, которая является характерной составной частью цитоплазмы. Предполагается, что нуклеиновые кислоты определяют также синтез белковых тел и в том числе, прямо или косвенно, — целой серии специфических клеточных ферментов. Таким образом, химическая основа хромосом — дезоксирибонуклеиновая кислота — является, очевидно, во взаимодействии с веществами плазмы основным регулятором всего клеточного метаболизма.

Можно думать, что каждая мутация есть результат некоторой перестройки молекулы ДНК, связанная с изменением расположения пар оснований хотя бы в одном только звене. В таком случае следует ожидать, что мутации вызываются химическими агентами и выражаются, прежде всего, в изменении клеточного метаболизма и в изменении его продуктов.

Основными методами получения мутаций являются до сих пор воздействия ионизирующей радиации. Кроме того, возможно получение мутаций действием ультрафиолетовых лучей и химическими агентами. Наконец, возможны и спонтанные мутации, частота которых нарастает с повышением температуры в известных пределах по закону Вант-Гоффа. Это является указанием на химическую их природу. Увеличение числа мутаций в течение пребывания спермы в семяприемниках самки (у дрозофиллы), а также при хранении семян, говорит в пользу возможного влияния нормальных метаболитов. В пользу того же говорит и значительное увеличение числа мутаций в результате температурного шока (несомненное нарушение метаболизма). Ультрафиолетовые лучи избирательно поглощаются нуклеиновыми кислотами и особенно дезоксирибонуклеиновой кислотой. Максимум поглощения лежит на волне 2600 Å и на этой же волне получается максимальное число мутаций. Наконец, действие ионизирующей радиации прямо пропорционально применяемой дозе, т. е. числу ионизаций. Так как ионизация сопровождается образованием перекиси водорода, которая также является мутагенным фактором, то очевидно основой мутационных изменений является локальная перестройка молекулы ДНК на месте ионизации. У бактерий, кроме того, было уста-

новлено трансформирующее влияние экстрактов, содержащих ДНК мутировавшего штамма на нормальный. По-видимому, это связано с прямым вхождением элементов чуждой ДНК в состав генотипа.

Если молекула ДНК прямо или косвенно контролирует клеточный метаболизм, то мутация должна, прежде всего, выразиться в химическом изменении его продуктов. Очень хорошо изучено наследование окрасок цветов и плодов у растений. Мутации связаны здесь с изменением химической структуры растворенных в клеточном соке пигментов: антоцианов и антоксантинов, которые образуются из цианидина в различных условиях окисления или восстановления. Различные каротиноиды, образующиеся в пластидах и определяющие окраску плодов, листьев и других органов растений (от желтой до красной), также легко перестраиваются и эти химические перестройки связаны с простыми мутациями.

Наследование количественных и качественных различий других веществ — углеводов, белков, жиров и витаминов — обнаруживает также закономерности, характерные для простых мутаций. Содержание этих веществ в эндосперме кукурузы хорошо изучено. Установлены зависимости от целого ряда генов, выведены соответствующие линии и это дает возможность путем скрещиваний сильно изменять содержание углеводов, белков, жира и витаминов в зернах кукурузы. Во многом изучены также антигенные различия белков и др. Внутривидовые различия в антигенах на поверхности эритроцитов крови человека, выявляющиеся в известных группах крови (А, В, АВ и О), обусловлены серией аллеломорфных генов из трех членов. Высокая яйценоскость кур оказалась также связанной с определенным комплексом антигенов.

Генные различия доказаны и в наследовании потребности в определенных питательных веществах. Это особенно тщательно изучено у гриба *Neurospora crassa*. Таким образом, в настоящее время накопилось много фактов, показывающих, что генная мутация изменяет строение химических веществ, входящих в состав клетки, а это, в свою очередь, является результатом изменения относительных скоростей реакций определяемых специфическими ферментами.

У животных результатом даже самых простых химических изменений оказывается значительная перестройка развития, ведущая не только к изменению физиологических свойств организма, но и к более или менее значительным морфологическим различиям. Мы знаем, что в основе детерминации морфологических структур лежит обычно ей предшествующая хемодифференциация веществ цитоплазмы. Явления контактной индукции определяются, очевидно, прямой передачей химических веществ — метаболитов. Все такие изменения меняют фор-

мы реагирования клеток и целых клеточных масс, отвечающих формообразовательными движениями на те или иные раздражения.

Даже такие простые изменения, как окраска покровов животного, зависит не только от химических реакций пигментобразования, но и от некоторых более сложных процессов, определяющих распределение пигментов. Последнее также контролируется генами, как это показано в отношении распределения окраски у различных животных, в том числе в перьях птиц и волосах млекопитающих. Черная окраска обыкновенного аксолотля определяется не только развитием меланина, но и расположением меланофоров в коже под эпидермисом. У белых аксолотлей имеются также меланобласты, как и у черных, и в них также может откладываться меланин. Однако меланобласты, даже взятые от черных аксолотлей, не мигрируют в кожу белых аксолотлей. В этом случае мутация, вызванная изменением одного гена, выражается, очевидно, в изменении метаболизма клеток эпидермиса и это делает нормальную реакцию меланобластов невозможной. Оперенность ног у кур зависит от одного только гена, который меняет форму реагирования клеток мезенхимы в зачатках задней конечности. Мезенхима, которая должна была войти в состав скелетогенного материала, мигрирует под кожу заднего края конечности и вызывает здесь реакцию, характерную для передней конечности — закладку двух рядов маховых перьев. Скелет последних пальцев соответственно недоразвивается (брахидактилия).

Если мутации есть результат перестройки молекулы ДНК и первым их выражением является изменение в комплексе клеточных ферментов, а следовательно и в метаболизме, то вполне понятным становится вредность большинства мутаций и летальные последствия очень многих мутаций в гомозиготном состоянии.

Однако вредность мутаций имеет условный характер и в известных комбинациях вредная мутация может не только утратить свою вредность, но и получить положительное значение. Даже простая, несомненно вредная мутация может в известных условиях оказаться положительным приобретением. У человека известно довольно много мутаций, связанных с изменением строения гемоглобина. Это типичные примеры химических мутаций, проявляющихся в виде наследственных заболеваний крови. В данном случае интересны доминантные мутации серповидноклеточной анемии негров и талассемии средиземноморских стран. Эти мутации в гомозиготном состоянии летальны, а в гетерозиготном состоянии вызывают анемию. Серповидноклеточность (эритроциты при содержании пробы крови в камере принимают серповидную форму) определяется одним геном *S* и выражается в изменении химического состава гемоглобина —

кроме нормального гемоглобина эритроциты содержат гемоглобин S, в котором одна из многих (около 300) аминокислот — глутаминовая кислота — замещена другой — валином. При талассемии эритроциты содержат эмбриональный гемоглобин F.

Вредность этих мутаций даже в гетерозиготе совершенно несомненна и, однако, они довольно широко распространены в малярийных местностях, обнаруживаясь иногда более чем у одной трети всего населения. Это указывает на положительное значение мутаций в известных условиях. Оказывается, в обоих случаях мутация обуславливает устойчивость по отношению к малярии (очевидно измененный гемоглобин не является подходящей средой для размножения малярийного плазмодия), и естественный отбор поддерживает существование и распространение этой мутации в малярийных местностях.

ПРОБЛЕМА ОВЛАДЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ

Человек уже давно начал культивировать около своего жилья те корни, ягоды и семена, которые он раньше собирал в лесу или на лугах. Также еще в доисторическое время началось приручение, содержание в неволе, размножение и использование диких животных. Как для растений, так и для животных это означало весьма существенную смену условий существования. Попад под защиту человека, они освободились от влияния многих неблагоприятных факторов, от конкурентов и хищников нетронутой природы. Условия существования стали более ограниченными, простыми и, в условиях некоторого ухода со стороны человека, — более благоприятными. Это означало ослабление влияния естественного отбора и возможность более свободного распространения и накопления самых разнообразных наследственных изменений.

Первым результатом культивирования является поэтому всегда значительное увеличение изменчивости по сравнению с исходными дикими формами. Это увеличение изменчивости происходит, следовательно, в первую очередь, за счет накопления тех же мутаций, которые возникали и у исходных форм. К этому прибавляется, однако, также наличие специфических влияний, которые могли привести к индукции и некоторых новых мутаций. Все это давало возможность выбора форм для их дальнейшего культивирования, т. е. для начала искусственного отбора. Второй результат культивирования возник, очевидно, также без какого-либо умысла со стороны человека. Между культивируемыми близкими растениями, которых человек вна-

чале и не различал, происходило скрещивание, приводившее к образованию внутривидовых, а может быть и межвидовых гибридов. Некоторые из них отличались мощным развитием и высокой продуктивностью (гетерозис или, иногда, полиплоидия) и естественно отбирались и размножались. В некоторых случаях скрещивание происходило и у животных (в неволе это происходит легче) и иногда получались плодовые гибриды между близкими формами, которые также привлекали внимание и поддерживались.

Во всех этих случаях происходило значительное нарастание изменчивости в потомстве таких гибридов и это давало очень благоприятный материал для дальнейшего отбора. Таким образом, гибридизация стала мощным методом увеличения изменчивости и богатым источником материала для искусственного отбора и выведения новых сортов растений и пород животных.

Методом гибридизации пользовались уже вполне сознательно и знаменитые садоводы конца прошлого и начала текущего столетия — Л. Бербанк в США и И. Мичурин в России. Л. Бербанк применял скрещивание для получения желательных комбинаций, а также для того чтоб вызвать усиленную изменчивость. Он использовал и влияние возможно благоприятных сочетаний удобрения и других внешних факторов для максимального развития хозяйственно-ценных признаков. Однако основным методом его работы был очень строгий отбор, который при большой наблюдательности и верной оценке небольших различий и привел к большим успехам в создании новых сортов как хозяйственно полезных, так и декоративных растений. Подобные же успехи в выведении главным образом плодовых и ягодных культур были достигнуты И. Мичуриным с применением тех же методов гибридизации, отбора сеянцев и их дальнейшего воспитания.

И. Мичурин задался целью вывести для центральных и даже северных областей России новые сорта, которые соединяли бы в себе качества лучших южноевропейских сортов с выносливостью местных культурных или даже диких видов плодовых. В особенности часто применялось скрещивание с дичками из дальневосточных областей, хорошо приспособленных к суровым местным условиям. И. Мичурин полагал, что климатические условия средней России должны привести к доминированию зимостойкости дикого вида, а воспитание в наилучших условиях садоводческой техники должно обеспечить доминирование высоких качеств южных сортов. Межвидовая и особенно межродовая гибридизация встречает затруднения в виде обычной нескрещиваемости представителей разных видов или, если скрещивание удалось, то бесплодности гибридов. Мичурин разработал свои методы преодоления этих препятствий. Для преодоления нескрещиваемости применялось предварительное

скрещивание с третьей формой — «посредником». В некоторых случаях производилась предварительно прививка молодого сеянца (часто — гибрида) в крону взрослого дерева («вегетативное сближение») и после этого скрещивание нередко удавалось. Для преодоления бесплодия производилась прививка молодого гибрида в крону одной из исходных форм (метод «ментора»). Таким образом, было, например, получено обильное плодоношение гибрида черемухи (*Prunus padus*) и черешни (*Prunus cerasifera*).

И. Мичурин вывел значительное число прекрасных сортов плодовых деревьев. Широкую известность получила, например, исключительная по своей урожайности вишня «плодородная», а также многие другие сорта вишни, сливы, груши и многие сорта яблони. В некоторых случаях были использованы спонтанные мутации. Так, например, известная Антоновка 600-граммовая является почковой мутацией. В большинстве случаев хороший результат получался в результате гибридизации и тщательного выбора из числа гибридных сеянцев. Простыми гибридами являются — Славянка, Золотая китайка, двойными гибридами — Пепин шафранный, Бельфлёр-китайка. Иногда значительная роль приписывалась «воспитанию». Так, к гибриду Бельфлёр-китайки для усиления материнского влияния были привиты в крону черенки Бельфлёра желтого, а гибриду Кандиль-китайки также в крону — черенки Кандиля. В обоих случаях наблюдалось в дальнейшем увеличение размера, более позднее созревание и улучшение лежкости плодов. Однако этот эксперимент произведен с молодыми гибридными сеянцами без какого-либо контроля. Между тем по словам самого Мичурина «по плодам первого урожая о достоинстве нового сорта судить нельзя — обычно формирование плодов доводится до совершенства лишь в течение ряда лет». Результаты «воспитания» могли, конечно, удерживаться в известной мере, поскольку плодовые размножаются вегетативным путем — прививками. Однако все же ряд мичуринских сортов оказался, к сожалению, мало устойчивым.

У животных отдаленная гибридизация ведет обычно к бесплодию (гибриды между лошадью и ослом), и поэтому применяются лишь скрещивания между очень близкими видами или чаще между разными культурными породами или между культурной и ближайшими дикими формами. Путем скрещивания скороспелой и продуктивной, но мало выносливой английской свиньи с позднеспелой украинской свиньей были получены гибриды, которые после обратного скрещивания с английской дали достаточно удовлетворительную комбинацию свойств обеих пород. Путем строгого отбора было выведено несколько линий новой белой степной свиньи, которые при межлинейном скрещивании давали прекрасные результаты (Иванов). В настоящее

время в Средней Азии создана порода горного мериноса в результате скрещивания мериноса с диким архаром и последующего отбора.

Во всех случаях удачное скрещивание дает таким образом многообразный материал, служащий лишь основой для отбора желательной комбинации признаков.

Сознательное комбинирование признаков требует, однако, точного знания наследственной структуры исходного материала. Это возможно лишь на основе современного генетического анализа, вскрывающего связь между морфофизиологическими признаками организации и наследственными изменениями (генными, геномными и хромосомными мутациями). Такое комбинирование дает нередко очень быстрые результаты. Так, например, у люпина (*Lupinus luteus* и *L. angustifolius*), который раньше высевался просто как зеленое удобрение, за последние 20 лет выведены культурные сорта отличающиеся: 1) вдвое большим весом семян, 2) отсутствием ядовитых алкалоидов, 3) мягкой оболочкой семян, 4) нераскрывающимися бобами, 5) неотламывающимися бобами, 6) неопушенными бобами, 7) высоким положением бобов, 8) устойчивостью к содержанию извести и к большей влажности почвы, 9) быстрым развитием, ветвлением и мн. др. (неопушенность бобов и высокое их положение защищают от намокания семян в дождливую погоду). В данном случае были достигнуты очень быстрые результаты путем систематического выявления подходящих мутаций и их скрещивания.

Большие результаты получены в течение последних десятилетий и в деле выведения новых сортов садовой земляники и многих других хозяйственных культур. Методом выявления и комбинирования мутаций выведено огромное количество декоративных растений. Так, например, китайская примула (*Primula sinensis*), ввезенная в Европу в 1820 г., давала при ее культивировании время от времени различные отклонения, из которых зарегистрировано и использовано более 30 хорошо изученных мутаций. Путем их комбинирования выведено огромное количество сортов, различающихся главным образом по цветам и их окраске.

Во всех этих случаях происходило сознательное комбинирование мутаций путем скрещивания. Последнее приводит, однако, не к простому комбинированию признаков, а к их интеграции в новом организме. Нередко комбинирование мутаций приводит поэтому к развитию новых свойств и даже к появлению совершенно неожиданных новообразований. Так, например, при скрещивании двух сортов красных бобов (*Phaseolus multiflores*) было получено образование клубнеобразных корней.

У растений могут быть использованы и соматические мутации (почковые мутации — «спорты»). Кроме того, у растений

возможно размножение и вегетативным путем и это дает дополнительные возможности их использования. Они могут поэтому быть использованы даже тогда, когда они бесплодны. Новые сорта размножаются тогда клубнями, корневищами, отводками, а также прививками. Бесплодные мутации имеют нередко и особые преимущества. Известны бескосточковые сорта апельсинов, мандаринов, винограда и других культур. Такие бескосточковые сорта плодовых размножаются, конечно, только прививками. Многие сорта декоративных растений, в особенности махровые формы, также бесплодны и размножаются только вегетативным путем. Иногда даже плодовые сорта, в случае их полигибридной природы, приходится размножать прививками, так как при половом размножении они расщепляются и теряют свои качества (яблони и груши).

Возможность комбинирования ограничивается все же и у растений, так как у более далеких форм сказывается все в большей мере несовместимость чуждых геномов, а также несовместимость ядерных и плазмменных субстанций различных видов. У животных, как правило, гибридизация встречается еще более значительные препятствия и у разных видов, не дает благоприятных результатов. Если скрещивание даже удалось, то гибриды, содержащие наборы хромосом двух видов, обычно обладают сниженной жизнеспособностью вследствие нарушения генного баланса при соединении двух разных сбалансированных систем. Однако, если жизнеспособность и не снижена, а быть может даже повышена, то, во всяком случае, плодовитость сильно ограничивается или чаще гибриды совсем стерильны. Нормальная конъюгация разных хромосом и их равномерное распределение в делениях созревания невозможны и половые клетки не развиваются. Однако у растений и это бесплодие может быть преодолено при нередко наблюдающейся спонтанной полиплоидии. Разделение хромосом без клеточного деления приводит к удвоению их числа и тогда хромосомы каждого вида образуют нормальный диплоидный набор. Конъюгируют гомологичные хромосомы каждого вида меж собой и развиваются нормальные половые клетки, содержащие оба гаплоидных набора хромосом в каждой. В результате получают аллотетраплоидные организмы, объединяющие в себе два сбалансированных генома. При больших различиях баланс все же нарушен, и жизнеспособность таких гибридов также снижена. Однако наличие двух хромосомных наборов и удвоенного числа генов дает огромные возможности более свободного мутирования и получения очень многих новых комбинаций. Среди этих последних встречаются и такие, жизнеспособность которых близка к исходным формам. Это дает широкие возможности для отбора и восстановления полной жизнеспособности и плодовитости на базе нового генного баланса. В некоторых случа-

ях возможно и получение форм с повышенной продуктивностью и устойчивостью. Этим определяется большое значение полиплоидии для эволюции растений и для растениеводства.

Однако у животных полиплоидия не имеет этого значения, так как при обычной их раздельнополости и различиях в половых хромосомах она ведет к нарушению нормальных соотношений между половыми и соматическими хромосомами и это приводит к ненормальностям в развитии пола (интерсексы, сверхсамки и т. п.). Сохранение и размножение полиплоидов возможно лишь в сочетании с партеногенезом у беспозвоночных и быть может иногда у низших позвоночных. Во всяком случае, полиплоидия практически не имеет никакого значения для животноводства. Между тем у растений полиплоидия, несомненно, таит в себе огромные еще далеко не достаточно использованные возможности.

Точное знание генетической структуры разных сортов и линий позволяет создавать и новые хорошо сбалансированные генные системы у гибридов. Прежде всего, отметим, что, хотя гибридизация ведет к гетерозиготности по очень большому числу генов, это вовсе не значит, что за нарушение баланса при скрещивании более далеких форм ответственна сама гетерозиготность гибридов. Сбалансированная генная система составляется из наиболее благоприятного сочетания различных генов, определяющего в своем взаимодействии с плазмой развитие гармоничной, жизнеспособной и устойчивой организации. Она не только не исключает гетерозиготности, но даже, наоборот, нередко определяется довольно высоким уровнем гетерозиготности. Во многих случаях высоко гомозиготные линии (получаемые самоопылением или родственным скрещиванием) отличаются сниженной жизнеспособностью, а в результате скрещивания таких линий меж собой получаются сразу вполне устойчивые и продуктивные особи (явление гетерозиса). Путем сознательного комбинирования инцухт-линий совершенно определенной генетической структуры удалось добиться не только желательного сочетания свойств, но и значительного увеличения продуктивности у кукурузы (гибридные сорта) за счет явлений гетерозиса.

Полиплоидия

Из ранее сказанного уже видно значение полиплоидии в растениеводстве. Это значение в особенности возросло вследствие того, что были найдены методы экспериментального получения полиплоидов. Некоторые алкалоиды (колхицин) и другие соединения (аценафтен) вызывают задержку клеточного деления после уже состоявшегося разделения хромосом. Таким образом, нормальный набор хромосом удваивается и получаются тетраплоидные ткани, из которых могут быть получены дипло-

идные половые клетки. Если все хромосомы относятся к одному виду или одной расе, или сорту, то говорят об аутотетраплоидии. Путем скрещивания с исходной формой может быть получена триплоидная форма, содержащая один диплоидный и один гаплоидный набор, а в результате удвоения числа хромосом у триплоида — гексаплоидная и т. п. У аутополиплоидов имеется не по одной паре гомологичных хромосом, а по несколько и это вызывает иногда неправильности в конъюгации и распределении хромосом в половых клетках. В результате плодовитость аутополиплоидов всегда снижена. С другой стороны, при скрещивании разных форм получаются гибриды, у которых до известной степени нарушено нормальное притяжение гомологичных хромосом (при структурных различиях), нормальная конъюгация также невозможна и вследствие этого плодовитость также оказывается сниженной. Однако при удвоении числа хромосом у гибрида плодовитость обычно полностью восстанавливается и такие аллотетраплоиды (при разном числе хромосом у исходных форм — амфидиплоиды) дают ценнейший материал для работы селекционера.

Таким образом, после скрещивания близких форм (сортов, рас, подвидов и даже видов) получаются при удвоении числа хромосом аллотетраплоиды. У диких растений аллотетраплоидия обычно связана с более длительным развитием, большей величиной клеток и всех органов и следовательно с большими размерами самого растения, его цветов и плодов. Однолетние растения часто превращаются в двухлетние. Обычно, при сниженном испарении (транспирации) полиплоиды оказываются более устойчивыми в условиях недостаточной влажности почвы и более выносливыми в континентальном и холодном климатах. Поэтому на метод экспериментального получения тетраплоидов у культивируемых растений возлагались огромные надежды, тем более что большинство лучших культурных сортов растений действительно возникло в результате спонтанного удвоения числа хромосомных наборов. Так, культурные сорта овса (*Avena sativa*) являются по отношению к дикому овсу тетраплоидами и гексаплоидами. Из дикой пшеницы — однозернянки (*Triticum boeoticum* 2n-14) и древней культурной полбы (*Triticum monosocum*) возникли тетраплоидные культурные пшеницы — двузернянки (*Triticum dicocum*, 2n-28) и твердые пшеницы (*Triticum durum* и мн. др.), а затем и гексаплоидные мягкие пшеницы (*Triticum spelta* и *T. aestivorum* L., 2n-42). Эти последние оказались наиболее выносливыми в умеренном климате и культивируются повсеместно на севере Европы. Полиплоидами являются и культурные формы льна, хлопка, люцерны, тыквы, картофеля, а также плодовые — вишни, сливы, груши, яблони и мн. др.

Очень многие лучшие сорта декоративных растений являются тетраплоидами — нарциссы, гиацинты, ирисы и мн. др. В последнее время применение колхицина позволило вывести замечательную тетраплоидную гречиху (В. Сахаров) и хороший каучуконос — тетраплоидный одуванчик кок-сагыз, обладающий значительно увеличенной массой корней (М. Навашин).

И все же результаты получения искусственных полиплоидов привели к некоторому разочарованию. У культурных растений дальнейшая полиплоидизация часто не дает ожидавшихся результатов в смысле увеличения продуктивности и устойчивости. Иногда наблюдается даже обратный результат и в особенности — снижение плодовитости. В этих случаях полиплоидия, очевидно, выводит организм уже за пределы оптимальных соотношений. В некоторых случаях удвоение числа хромосом не давало положительных результатов даже у диплоидных культурных форм. По Шваницу (F. Schwanitz) это объясняется тем, что у культурных сортов растений уже достигнуты максимальные для данного генома возможности. Обычно у них наблюдаются и большие размеры самого растения и его клеток и увеличенные хромосомы, так что увеличение числа хромосом, приводя к дальнейшему увеличению их общей массы, выводит клетки и организм в целом за пределы оптимальных соотношений.

Если таким образом непосредственные результаты полиплоидизации не всегда удовлетворительны, то все же это не значит, что этот метод себя не оправдывает. Прежде всего, всегда можно рассчитывать на положительные результаты при скрещивании с мало окультуренными и близкими дикими растениями. В этом случае аллополиплоидия обычно уже сразу дает значительное увеличение продуктивности. Однако во всех случаях, даже при отсутствии явлений гетерозиса и при пониженной плодовитости, при межсортном скрещивании, аллополиплоидия дает значительное увеличение возможности мутирования и дает при половом воспроизведении огромное количество разнообразных комбинаций. Отбор представляет в этом случае неисчерпаемые возможности выведения стойких и продуктивных сортов, в особенности при учете всех физиологических особенностей различных вариантов. Правда, в этом случае увеличивается и трудоемкость селекционной работы.

Весьма существенное значение имеет также учет условий культуры, так как разные мутанты по-разному реагируют на разные внешние факторы. Тетраплоидные огурцы, высеянные на грядку, гораздо слабее диплоидных и обладают весьма сниженной плодовитостью. Однако в теплице они оказались заметно более производительными (культурные формы вообще отличаются большей требовательностью к условиям культуры, но зато гораздо полнее используют, например, удобрения).

При скрещивании разных полиплоидов возможности комбинирования и отбора возрастают еще более и это дает иногда результаты, недостижимые для каждого сорта в отдельности. Скрещивание полиплоидной сахаристой сахарной свеклы с полиплоидной высокоурожайной свеклой позволило соединить урожайность с сахаристостью и значительно увеличить общий выход сахара с гектара. Лучшие сорта земляники получены недавно путем гибридизации октоплоидных форм (*Fragaria chiloensis* × *Fragaria collina* = *Fragaria grandifolia*, 2n=56). Садовая далия (*Dahlia variabilis*) — октоплоид, произошедший в результате скрещивания двух автотетраплоидных видов, позволила быстро вывести огромное разнообразие красивых цветов.

Ценность полиплоидии заключается, следовательно, главным образом в возможности чрезвычайно широкого накопления и комбинирования мутаций и соответственно в значительно возрастающих возможностях отбора наиболее желательных комбинаций. Однако все действительно новое создается все же в процессе мутирования, и поэтому основной задачей остается овладение мутационной изменчивостью.

Экспериментальные мутации

Применение ионизирующей радиации главным образом в виде лучей Рентгена, а также химических мутагенных агентов, позволило в значительной мере увеличить количество вновь возникающих мутаций и использовать их для комбинирования и отбора при выведении новых сортов. Наибольшее значение приобрело применение мутагенных агентов при выведении специализированных сортов дрожжей и микроорганизмов, являющихся источниками антибиотиков. В этих случаях удавалось достигнуть в высшей степени большого увеличения продуктивности.

Возможности использования мутагенных агентов, как видно, наиболее велики именно при работе с культурами микроорганизмов. Они также весьма перспективны в растениеводстве, так как у растений многие мутации оказываются вполне жизнеспособными. Среди полученных мутаций зерновых злаков встречаются резкие изменения во внешнем виде и в продуктивности. Так, в качестве простых мутаций получены четырехрядные формы ячменя из двухрядного, формы со стоячим колосом из форм с поникшим. Изменения касались и сроков созревания и количества зерен. Яровые формы превращались иногда в результате однократной мутации в озимые. Получались и засухоустойчивые формы, а также формы, более устойчивые против различных заболеваний. Многие такие мутации были использованы в селекции для создания новых сортов ячменя, пшеницы, овса, горчицы и мн. др. культур (H. Stubbe, Gustafsson и др.).

Мутагенные воздействия применимы и для получения измененных рас у культивируемых насекомых (например, шелкопрядов), а может быть и рыб. Однако, чем выше интеграция геномных и эпигенетических систем, чем сложнее взаимозависимости между процессами индивидуального развития, чем выше их регуляторный характер и чем выше выражена целостность и устойчивость всей организации, тем труднее рассчитывать на положительные результаты гибридизации, полиплоидизации и даже отдельных мутаций. Наименьшие перспективы в этих отношениях имеет применение мутагенных агентов у птиц и млекопитающих.

Взаимосвязанность процессов развития, их множественная обеспеченность и регуляторный характер приводят к тому, что основной материал эволюции — малые мутации — не получают вообще никакого выражения и в отдельности не могут быть предметом отбора и комбинирования. Другие мутации выражаются в незначительных физиологических изменениях, которые устанавливаются лишь при специальном исследовании. Заметные мутации возможны лишь для менее «защищенных» процессов развития признаков, не имеющих такого жизненного значения — окраска, форма и длина перьев или волос. Такие признаки легко отбираются и комбинируются. За исключением длины и качества шерсти, эти признаки не имеют, однако, особого хозяйственного значения. Вообще же морфофизиологические наследственные изменения, как правило, у высших животных либо не имеют видимого выражения, либо проявляются сразу как значительные нарушения жизненных функций, нередко прямо как уродства. Последнее есть выражение преодоления верхнего порога защищенности (забуфференности) нормальных процессов развития. Однако и незаметное накопление малых мутаций одного направления может привести к превышению порогового уровня защищенности нормального развития и тогда одна малая мутация сразу выразится в виде крупного нарушения морфофизиологической «нормы». Поэтому видимые мутации вызывают столь значительные изменения в организации и в физиологических функциях, что, как правило, не могут быть использованы (такие мутации, как *Niatta*, *Dexter* и др., хотя и связаны с хорошей продуктивностью в гетерозиготном состоянии, но летальны в гомозиготе и вызывают систематическую убыль молодняка; их использование вряд ли целесообразно).

Вследствие сказанного отбор и комбинирование отдельных мутаций оказывается у высших животных весьма затрудненным. Остается лишь путь отбора готовых комбинаций по их суммарному эффекту (продуктивности), а затем и комбинирование различных качеств имеющих такую комплексную наследственную основу. Этот путь является вполне эффективным, так как у высших позвоночных регуляторный характер индивидуаль-

ного развития, затрудняющий выявление малых мутаций, вместе с тем способствует и их накоплению в скрытом виде. Насыщенность «нормального» генотипа многими мутациями, из которых большинство находится, конечно, в гетерозиготном состоянии, ведет к большой лабильности наследственной основы организма, которая очень быстро перестраивается при изменении предъявляемых требований. Поэтому, хотя отдельные мутации почти недоступны для контроля, вся организация оказывается столь подвижной, что дает наилучшие возможности для отбора по суммарным морфологическим и физиологическим их выражениям.

Полное овладение изменчивостью означает, однако, не отбор случайных наследственных изменений, а получение совершенно определенных мутаций в любом числе. К сожалению, этот этап развития генетики пока еще не достигнут и на его пути стоят большие трудности. Что эти трудности не непреодолимы, видно по некоторым достижениям последних десятилетий. Экспериментальная полиплоидия является уже примером совершенно сознательного «направленного» изменения наследственной основы организма. Таким образом, можно, по крайней мере у растений, вызвать к жизни некоторые заранее заданные свойства и создать условия для дальнейшего их совершенствования. Различные мутагенные агенты — ионизирующая реакция, ультрафиолетовые лучи и температурные воздействия обладают некоторой специфичностью, вызывая то хромосомные перестройки, то генные мутации. Есть также указания на возможность специфического действия некоторых химических мутагенов.

Современные представления о химической основе хромосом и о строении молекулы ДНК открывают путь и для возможностей их перестройки. Конечно, любая перестройка всей молекулы была бы летальна, а перестройка одного или немногих звеньев в цепи ДНК всегда будет случайным событием (т. е. такой же случайной мутацией, как и все нам уже известные). Мы вряд ли сможем точно локализовать воздействие в цепи множества одинаковых звеньев, различающихся не по своему составу, а по положению и связям. Однако в опытах с бактериями уже намечается возможный путь воздействия на молекулу ДНК. Он лежит во внесении молекул чуждой ДНК или их обломков, которые могли бы прямо войти в состав исходной молекулы как добавление и вызвать таким образом некоторую надстройку над нормальным генотипом. Как бы то ни было, но, конечно, получение мутаций с определенными, заранее заданными свойствами является наиболее актуальной задачей будущего.

Разбирая вопрос об овладении изменчивостью, нельзя забывать и о значении форм реагирования на специальные условия существования, т. е. модификационной изменчивости. Очень

важно, чтобы наши культуры были устойчивы и продуктивны в разных условиях существования. Самое тщательное районирование сортов не может нас избавить от неожиданных колебаний в климатических факторах. Год с избыточной влажностью сменяется засушливым, меняется интенсивность инсоляции и число солнечных дней, меняются и средние температуры. Наконец, и почвы не бывают стандартными, и трудно учесть все небольшие локальные различия. Все это требует значительной индивидуальной приспособляемости к этим различным условиям. Данный сорт должен не только выживать при разных условиях, но и давать свою нормальную продукцию. Этого возможно достичь только применением последовательного отбора именно в таких меняющихся условиях культуры.

Невозможность достижения полной приспособленности к любым условиям заставляет, конечно, выбирать оптимальные возможности культивирования для каждого сорта. Это означает доведение биотехники до ее высшего уровня, когда учитываются специфические потребности каждого сорта и притом для каждой стадии развития. Только в этих условиях возможно максимальное выявление качества и количества требуемой продукции.

Высокая агротехника и совершенная зоотехника являются, однако, не только средством управления модификационной изменчивостью, т. е. выявления оптимальных норм реагирования. Они являются, несомненно, также средством для поддержания сорта на высоком уровне и даже вспомогательным средством для дальнейшего поднятия его качества, при обязательном участии селекции, к вопросу о значении которой мы еще вернемся в дальнейшем.

БИОГЕОЦЕНОЗ КАК АРЕНА ПЕРВИЧНЫХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ

Организмы живут и размножаются всегда в совершенно определенной среде, к которой они в известной мере приспособлены. Для каждого вида организмов внешняя среда характеризуется составом воды или почвы, их химическими и физическими свойствами, почвенной флорой и фауной, растительным покровом, животным населением, а также целым комплексом факторов, которые можно назвать климатом и микроклиматом в широком смысле (влажность почвы и воздуха, температура, освещенность, течение воды и движение воздуха, а также периодические и случайные изменения этих факторов).

Приспособленность означает нормальную жизнедеятельность данного организма в данных условиях существования и характе-

ризуется сложным взаимодействием со всеми указанными факторами, которые, таким образом, входят в нормальную его жизненную обстановку. Эта приспособленность выражается именно не только по отношению к факторам неорганической среды, но и по отношению к совместно с ним в этой среде обитающим другим организмам. С последними он может конкурировать или сожительствовать, может их использовать в качестве пищевого материала, а может, наоборот, служить пищей для других организмов. Таким образом, устанавливаются очень сложные связи, которые все вместе образуют нормальные условия существования данного вида организмов. Эти условия различны в разной среде (водной, воздушной, подземной) на разных почвах, в различных местах (биотопах), в различных климатах и микроклиматах, при различном составе растительного и животного населения. Однако всегда ясно выражена *взаимная приспособленность* организмов в типичных местообитаниях. Организмы образуют взаимосвязанные комплексы, характерные для определенных местообитаний. Такие типичные сообщества организмов называются биоценозами. В состав последних входят следовательно как характерный растительный покров, так и животное население. Необходимость этой взаимосвязи понятна уже из того, что все животные существуют в конце концов за счет растений. Однако, растения черпают необходимые им жизненные средства из окружающей неорганической среды (из углекислоты воздуха и из воды с растворенными в ней солями почвы). Поэтому, рассматривая жизнь данного комплекса организмов (биоценоза), мы не должны упускать связи с данными почвенными и климатическими факторами, которые являются такой же основой существования растительного покрова, как последний является основой для жизни животного населения. Поэтому мы в дальнейшем будем пользоваться термином В. Сукачева — *биогеоценоз* для обозначения взаимосвязанных комплексов организмов характерных для известных геофизических условий¹.

В понятие биогеоценоза входят все связи между организмами и средой, а следовательно как взаимозависимости между разными видами растений и животных, так и взаимозависимости между особями одного и того же вида. Сказанное об определенности взаимоотношений между элементами биогеоценоза вовсе

¹ В Англии и Америке вместо термина «биогеоценоз» в том же самом смысле употребляется термин «Ecosystem» [Tansley, 1935], а вместо выражения «биоценоз» — «biotic community». И у немецких авторов часто встречаются выражения Tier- und Pflanzengemeinschaft. У ботаников общепринято говорить о Pflanzengesellschaft oder Assoziation как о синэкологической единице, т. е. фитоценозе. Мне кажется, что первый термин (Ecosystem) не достаточно выразителен, а остальные вызывают не оправданное сопоставление с социальной структурой человеческого общества. Термины «Biocoenose» [K. Möbius, 1877] и «Biogeocoenose» [Sukatschew, 1945] безупречны во всех отношениях.

не означает, однако, неизменности его состава. Здесь возможны как случайные, так и периодические колебания, а также исторические изменения, которые тогда неизменно сопровождаются и изменениями в самих организмах. Все эти изменения, несомненно, регулируются в известной степени действием внутренних сил самого биогеоценоза. Вхождение известных организмов в состав определенных биогеоценозов не означает также их строгой связанности. Некоторые виды организмов могут в разных возрастах (стадиях развития) или в разные сезоны входить в разные биогеоценозы. Некоторые подвижные или вообще эврибионтные организмы могут вообще входить в состав разных биогеоценозов (очень часто у птиц, например, — гнездование в одном биоценозе, а кормление — в другом).

Среди взаимозависимостей между организмами, входящими в состав определенных биогеоценозов, основное значение имеют пищевые связи как прямые (типа взаимоотношений между хищником и жертвой), так и косвенные (пищевая конкуренция).

Популяция как элементарная эволюирующая единица

Биоценозы, как правило, не имеют сплошного распространения. Они распределяются по биотопам с соответствующими почвенно-климатическими условиями. Соответственно этому и особи определенного вида организмов не имеют сплошного распространения. Входя в состав определенных биогеоценозов, они распределяются группами по подходящим биотопам, образуя в каждом из них более или менее обособленное население — популяцию особей данного вида организмов. Величина и обособленность популяций могут быть весьма различными и это зависит как от пространственных соотношений (большой и однородный лес или маленькая роща, река, озеро или пруд, безграничная степь, луг в пойме реки или лужайка в лесу, большое заболоченное пространство или отдельное болотце и т. п.), так и подвижности самого организма (способ рассеивания семян у растений, активное перемещение у животных). Во всяком случае, жизнь и размножение особей данного вида организмов протекают в популяциях разной величины и разной обособленности, входящих в состав определенных биогеоценозов.

Эволюция определяется борьбой за существование в условиях сложных взаимоотношений между элементами биогеоценоза. Эти соотношения не являются постоянными. Кроме случайных и периодических колебаний, можно установить также наличие исторических изменений состава целых биогеоценозов. Наиболее существенным, основным выражением исторического преобразования живых систем (включая биоценозы) является эволюция морфофизиологической организации особей как представителей определенного вида организмов. Эта эволюция проте-

кает только в ряду поколений, т. е. в целых линиях особей, совместно составляющих данную популяцию во временной преемственности ее структуры. Наиболее типично протекает эволюция в популяциях, состоящих из свободно меж собой скрещивающихся особей. Только при скрещивании происходит перекомбинирование наследственных свойств как важнейший процесс перестройки наследственной основы организации.

Возможность свободного скрещивания фактически ограничивается главным образом лишь особями одной популяции, хотя обычно возможен и более или менее свободный обмен мигрантами между разными популяциями одного и того же вида. Как уже сказано, степень обособленности между популяциями может быть весьма различной и это зависит не только от территориальной их близости, но и от степени подвижности и средств расселения данного вида организмов.

Соревнование особей и естественный отбор протекают также в основном внутри популяции, и если биогеоценоз является ареной первичных эволюционных преобразований, то входящая в его состав популяция данного вида организмов является наименьшей эволюирующей единицей.

КОЛИЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БОРЬБЫ ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ

1. Интенсивность элиминации

Интенсивность индивидуальной элиминации определяется, конечно, многими факторами. Она зависит от истребляющего влияния различных факторов внешней среды: климата в широком смысле, от наличия и численности хищников, паразитов и конкурентов в данном биогеоценозе. Наибольшее значение для прогрессивной эволюции имеет, однако, соотношение между численностью населения и количеством доступных жизненных средств в биогеоценозе.

Интенсивность элиминации, естественно, измеряется отношением числа уничтоженных особей к начальному их числу: $e = k/m = \frac{m-n}{m}$, где m — начальное число, например число отложенных яиц, а n — число взрослых, доживших до размножения. Число погибших $k = m - n$. Можно интенсивность элиминации определить и как вероятность уничтожения отдельной особи в виде дроби $e = 1/r$. Интенсивность элиминации различна для различных форм и вариантов внутри данной популяции и это

зависит от их качеств — активности и защищенности разных особей. Именно эти различия и имеют решающее значение. Только при таких различиях элиминация приобретает избирательный характер, так как достигает различной интенсивности для разных вариантов.

При различиях в интенсивности элиминации двух альтернативных вариантов A и B , из которых B подвергается более интенсивной элиминации (абсолютная гибель больше на ns особей), разница между интенсивностью элиминации $e(A)$ и $e_1(B)$ равняется

$$e_1 - e = \frac{(m - n) + ns}{m} - \frac{(m - n)}{m} = \frac{ns}{m}.$$

Отношение n/m , т. е. относительное выживание особей, есть величина для данной популяции в среднем постоянная, которую можно для целей сравнения приравнять единице. Разность в относительной гибели s называется коэффициентом элиминации. Коэффициент элиминации есть, следовательно, разность в уничтожении особей двух альтернативных вариантов (при их равной начальной численности и равных условиях существования), отнесенная к средней выживаемости особей.

Если определять интенсивность элиминации как вероятность гибели в виде дроби $e = 1/r$, то разность в интенсивности элиминации двух альтернативных вариантов определяется просто как разница в вероятности гибели особей обоих вариантов и дает непосредственно тот же коэффициент элиминации. Если $e(A) = 1/r$, то $e_1(B) = 1/r + s$.

Интенсивность элиминации определяет, следовательно, и ее результаты только при существовании различий между вариантами. От отрицательной оценки вариантов цифрой их гибели можно перейти и к положительной оценке в виде вероятности переживания и размножения. Различия в способности использовать жизненные средства внешней среды, в способности избежать нападений хищников или неблагоприятных воздействий физических факторов можно назвать относительной приспособленностью в данных условиях существования.

Относительная приспособленность (Darwin's «fitness») альтернативных вариантов A и B может быть определена по отношению числа выживших из одинакового начального числа особей (яиц) при одинаковых условиях существования: $f = \frac{n(1+s)}{n} = 1 + s$ (S. Wright). Различия в качествах разных

вариантов ведут через дифференциальную смертность и дифференциальное размножение к естественному отбору. Относительная разница в выживании потомства равного числа особей разных вариантов в равных условиях существования называется

величиной селекционного преимущества или коэффициентом селекции.

Если вариант B оставил n потомков, а такое же число особей варианта A оставило при тех же условиях $n + ns$ потомков, то разница ns , отнесенная к числу особей, и будет величиной s коэффициента селекции. Коэффициент селекции может быть определен и как разность в вероятности размножения двух альтернативных вариантов A и B .

Вероятность размножения определяется отношением числа переживших особей к исходному их числу. Понятно, что эта величина является дополнительной к вероятности уничтожения: $1/k = 1 - 1/r$. Разница вероятностей размножения $1/k - 1/k_1 = s$. Коэффициент селекции приблизительно равен коэффициенту элиминации, отличаясь от него лишь знаком. При обычно небольшом коэффициенте селекции обе величины считаются равнозначными. При указанных различиях в качествах вариантов скорость естественного отбора определяется, однако, не только величиной коэффициента селекции, но и напряженностью соревнования.

2. Напряженность соревнования

Борьба за существование по Дарвину включает в себя различные элементы. Однако в борьбе за жизнь особей одного вида всегда проявляется некоторое соревнование между отдельными особями, особенно активное в добывании средств к существованию (конкуренция) и менее активное в средствах защиты. Это внутривидовое соревнование особей и занимает центральное положение во всей концепции Дарвина. Оно не только является основной движущей силой эволюции, но при своей полной определенности допускает также возможность количественной оценки¹.

Решающее значение в эволюции имеет напряженность соревнования особей в добывании и использовании жизненных средств, и наше дальнейшее изложение касается, в первую очередь именно этой активной формы соревнования. Общая напряженность активного соревнования определяется отношением между количеством населения и запасами доступных жизненных средств в данном биогеоценозе. Это отношение автоматически регулируется и поэтому в установившихся условиях равновесия общую напряженность соревнования можно принять в среднем постоянной. Для вопросов эволюции существенны однако не аб-

¹ Такие попытки уже делались, однако не в этом аспекте. Холдейн (J. Haldane) обозначает интенсивность соревнования как отношение числа элиминируемых особей к числу отбираемых. Ясно, что это — другая характеристика борьбы или, точнее, ее последствий. Она близка к тому, что мы называем интенсивностью элиминации.

солютные величины, а относительные и в особенности вопрос об изменении напряженности соревнования между различными вариантами в зависимости от количественных и качественных различий между ними.

Для популяций скрещивающихся меж собой диплоидных особей, т. е. для «менделевских популяций» особое значение имеет напряженность соревнования между двумя (или тремя) альтернативными вариантами. Естественно, что напряженность соревнования возрастает пропорционально числу столкновений из-за общих интересов, т. е., прежде всего, из-за одних и тех же жизненных средств. Число столкновений определяется вероятностью встречи разных особей, т. е. произведением из вероятностей наличия в данном месте одного и другого из альтернативных вариантов. Эти вероятности определяются концентрацией данных вариантов. Таким образом, если обозначить через p концентрацию варианта A , а через q — его альтернативу B , то напряженность соревнования между A и B должна быть пропорциональна произведению их концентраций: $W = apq$, где по условию альтернативности $q = 1 - p$.

Напряженность соревнования возрастает, следовательно, по мере увеличения численности редкого варианта и достигает максимума при равенстве концентраций обоих вариантов. При этих условиях осуществляется максимальная возможность контактов между разными вариантами, в которых только и решается вопрос о преимуществах одного из вариантов (этого не следует понимать буквально как столкновение особей, речь идет лишь о максимальной возможности сравнительной оценки вариантов в данном биогеоценозе). Напряженность соревнования определяется средним числом таких столкновений, т. е. математической вероятностью встречи варианта A со своим альтернативом B в одних и тех же условиях. Эта вероятность ничтожна при малой концентрации одного из вариантов и максимальна при равной концентрации обоих альтернативов (при доминировании, следовательно, 50% $AA + Aa$ и 50% aa , при полудоминантности — 25% AA , 50% Aa и 25% aa).

В эволюции решающее значение имеют качественные различия между вариантами, определяющие их селекционные преимущества в условиях данного биогеоценоза. Мы уже видели, что эти различия могут быть выражены с помощью величины коэффициента селекции.

Мы приняли в наших определениях коэффициента селекции среднюю интенсивность элиминации особей данного вида в данном биогеоценозе за величину постоянную. Точно так же мы приняли и соотношение между численностью населения и запасами жизненных средств в геобиоценозе за величину постоянную. В наши дальнейшие расчеты это не внесет ошибки, даже если эти соотношения будут изменяться. В случае изменений в об-

щей интенсивности элиминации, в плотности населения или в запасах средств питания несомненно может измениться коэффициент селекции, так как на разных вариантах такие изменения могут отзываться по-разному. В этом случае изменение учитывается и нашими формулами. Если же коэффициент селекции при этом не изменится, то сама абсолютная плотность, количество пищевых материалов или интенсивность общей элиминации не имеют в данном случае никакого значения. Значение имеет лишь относительное количество разных вариантов, т. е. их концентрация и разница в их элиминации, т. е. коэффициент селекции.

Коэффициент селекции отражает качественные различия между вариантами, т. е. различия в их активности, в их способности добывать и использовать жизненные средства, их способности к размножению. Все это определяет и напряженность соревнования между вариантами.

Если различия между вариантами ничтожны или в пределе таких различий нет вовсе, то напряженность соревнования между конкурентами равной силы достигает максимальной величины. С другой стороны, если различия велики и один из вариантов с легкостью овладевает всеми ресурсами жизненных средств, то его победа достигается в сущности без всякой борьбы. Таким образом, напряженность соревнования оказывается в обратной зависимости от величины коэффициента селекции. При малой величине последнего (в пределе до $s=0$), т. е. при равенстве партнеров, соревнование достигает предельной напряженности. При большом коэффициенте селекции (в пределе до $s=1$) напряженность соревнования падает до минимальных величин.

Выражая эти зависимости, можно условиться измерять напряженность соревнования между альтернативными вариантами следующей величиной: $W=pq\ 1/s$. Эта величина удобно связывается и со скоростью естественного отбора, которая определяется как приращение концентрации отбираемого варианта в единицу времени, т. е. за одно поколение. При малой величине коэффициента селекции скорость отбора высчитывается по приближенной формуле $\Delta p=pqs$ и, следовательно, $\Delta p=Ws^2$. Точная формула для одного поколения

$$\Delta p=pq \frac{s}{1-qs} \text{ и, следовательно, } \Delta p=W \frac{s^2}{1-qs}.$$

Мы рассмотрели только активное соревнование в добывании жизненных средств. Соревнования в средствах защиты от попреждающих и уничтожающих факторов обнаруживает те же самые закономерности, так как вероятность гибели от внешнего фактора определяется также, с одной стороны, концентрацией вариантов в популяции и, с другой стороны, — сравнительной оценкой их защищенности, т. е. тем же коэффициентом селекции.

И в этом случае имеется максимум напряженности соревнования при равенстве концентраций (одинаковая вероятность гибели) и при качественном равенстве в средствах защиты, т. е. при минимальном значении коэффициента селекции. При больших различиях в концентрации истребляется просто преобладающая форма, а при больших различиях в средствах защиты (т. е. $s \approx 1$) истребляется менее защищенная форма, фактически без всякого соревнования.

ФОРМЫ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Существование многообразных путей эволюции ставит вопрос и о факторах определяющих это многообразие и прежде всего о формах естественного отбора. Различными оказываются не только направления естественного отбора, но до известной степени и сам механизм отбора. В прошлом было сделано довольно много попыток классификации форм естественного отбора. В основу такой классификации ставились различные принципы.

В классическом дарвинизме все внимание фиксировалось на индивидуальном организме, на приспособленности его строения и функций к определенной жизненной обстановке. Соответственно различают и разные формы естественного отбора, ведущие к частным приспособлениям, связанным с различными формами жизнедеятельности — способам питания, формами активной и пассивной защиты, формами размножения и заботы о потомстве, плодовитостью. Можно говорить о прямом и косвенном отборе, об активном и пассивном. Можно различать отбор, ведущий к более широкой адаптации или к узкой специализации, к общему повышению организации или к морфофизиологическому регрессу. Наконец, различают индивидуальный, половой, семейный, колониальный отбор и мн. др. формы отбора (J. Gulick, L. Plate и др.).

В генетической теории естественного отбора внимание перенесено на структуру популяции и всего вида в целом. Соответственно различают формы естественного отбора, меняющие определенным образом эту структуру: отбор, вызывающий сдвиг вариационной кривой в определенном направлении, отбор расширяющий границы изменчивости популяции, разрывающий популяцию на части или, наконец, сокращающий изменчивость и повышающий устойчивость популяции (G. Simpson, K. Mather). Все эти формы естественного отбора имеют свое значение. При многообразии путей эволюционного процесса возможны и многие дальнейшие расчленения.

Основным разделением, охватывающим не только разные результаты, но характеризующим и различный механизм естественного отбора, является давнее, но забытое разделение Гулика (J. Gulick) — «balanced» and «unbalanced» selection, которое имело несколько формальный характер, но в настоящее время может быть обосновано гораздо полнее и проанализировано глубже в своих последствиях. Сами термины Гулика, однако, мало выразительны. Вместо термина *balanced selection* теперь уже входит во всеобщее употребление термин «стабилизирующий» отбор, а взамен *unbalanced selection* можно принять термин «движущий» отбор.

Стабилизирующая форма отбора — это отбор в пользу установившейся нормы, при элиминации всех заметных отклонений от этой нормы. Движущая форма отбора представляет отбор некоторых отклонений от установившейся ранее нормы, идущий при элиминации представителей прежней нормы.

При фенотетическом подходе к такому разделению внимание концентрируется на наследственных свойствах организма и в особенности на формах реагирования, как основе индивидуального развития организма (I. Schmalhausen, C. Waddington). Последний подход охватывает и предыдущие, так как строение и функции организма всегда реализуются лишь в процессах индивидуального развития, а изменение последнего, как и вся эволюция вообще, покоится на изменениях генетической структуры отдельных популяций и всего вида в целом.

Движущая форма естественного отбора

Движущая форма естественного отбора реализуется на основе селекционного преимущества некоторых вариантов перед представителями средней нормы, установившейся в прежних условиях существования данной популяции. Это — обычный результат изменений в экологических условиях и биоценотических соотношениях, при которых установившийся механизм индивидуального развития и его результат, т. е. вся организация вместе со всеми ее реакциями теряет свою приспособленность. Преимущество получают некоторые наследственные отклонения, которые в новых условиях существования оказываются более подходящими. Отбор отклонений в некотором поощряемом направлении и элиминация вариантов, которые раньше еще входили в состав средней нормы вызывают сдвиг вариационной кривой в одном или в нескольких направлениях. Это типичная форма естественного отбора Дарвина, ведущая через суммирование и интеграцию наследственных изменений в онтогенезе к изменению организации и возникновению новых приспособлений. Таким образом, происходит непрерывное приспособление организма на всех стадиях его развития к меняющимся условиям существо-

вания. Все приведенные примеры действия естественного в природе относятся к этой классической форме отбора. Наблюдения Бумпуса относятся к стабилизирующей форме отбора.

В основе движущей формы естественного отбора лежит, следовательно, изменение положения популяции в биогеоценозе, при котором одни варианты приобретают некоторое преимущество, а другие наоборот попадают в менее благоприятные условия. Естественный отбор более подходящих вариантов приводит к вымиранию вариантов, утративших свои преимущества, к изменению генетической структуры популяции, к изменению нормы реакций средней особи, а следовательно — к изменению индивидуального развития и преобразованию всей организмы.

Стабилизирующая форма естественного отбора

Стабилизирующая форма естественного отбора реализуется на основе селекционного преимущества представителей нормы перед всеми отклонениями от этой нормы. Эта форма естественного отбора явно проявляется свое действие при устойчивых экологических условиях и биоценологических соотношениях. Она означает наличие известного равновесия между организмом и внешней средой. Такое равновесие обычно не бывает абсолютным. Оно характеризует лишь данный исторический момент, точнее данный дифференциал времени. Однако история строится на основе соотношений, сложившихся в каждом из существующих моментов. Поддержание установившихся взаимоотношений между элементами и факторами биогеоценоза является условием для нормального существования, жизнедеятельности, функций и успешного размножения особей любой популяции входящей в состав данного биогеоценоза. Именно поддержание этих соотношений на известном уровне является условием и основой для дальнейшей эволюции.

Стабилизирующая форма естественного отбора поддерживает установившееся «нормальное» строение и жизненные функции организма, его приспособленность к условиям существования и обеспечивает установление оптимальной жизнеспособности и плодовитости. Можно говорить о консервирующей роли естественного отбора (в этом говорил и Дарвин) в установившихся условиях существования.

Основное значение стабилизирующей формы отбора заключается в этом. Как показывает наименование, эта форма естественного отбора ведет к стабилизации органических систем, низмов как особей (фенотипов) и популяций, скрещивая меж собой особи (генетических систем). Под устойчивостью (стабильностью) организации особи мы понимаем малую изменчивость процессов индивидуального развития, а также

жизненных процессов, как от случайных изменений во внешних факторах, так и от небольших наследственных изменений, т. е. малых мутаций. Механизм действия стабилизирующего отбора очень несложен (рис. 1). В процессе отбора «нормальных» особей происходит элиминация всех вредных уклонений и вместе с тем постоянное накопление в популяции всех тех мутаций, фенотипическое выражение которых укладывается в пределах нормы, не нарушая ее приспособленности, жизнеспособности и плодовитости. Само собой разумеется, что постоянная элиминация крайних вариантов ведет к уменьшению изменчивости, т. е. к сужению вариационной кривой (к поднятию ее вершины — эксцесс). Среди крайних вариантов имеются как наследственные уклонения, так и модификационные. Элиминация первых может вести к некоторому уменьшению генетического многообразия в строении популяции. Во всяком случае, она означает либо устранение мутаций, обладающих заметным фенотипическим (морфологическим или физиологическим) выражением в гетерозиготе, либо подавление этого выражения вследствие отбора соответствующих комбинаций. В этом случае говорят о стабилизации генетической структуры популяции (также о «нормализации»).

Генетическая природа процессов стабилизации популяций может быть различной в зависимости от характера размножения и индивидуального развития особей. Если регуляторные механизмы слабо развиты и мутации имеют в большинстве явное выражение, то они обычно элиминируются и популяция становится генетически более однородной. Особи оказываются гомозиготными по большинству генов. В этом случае стабилизирующий отбор ведет к утрате эволюционной пластичности — к иммобилизации вида, которая выражается в наиболее резкой форме в малых популяциях, живущих в специализированных условиях. В большинстве случаев, однако, регуляторные механизмы достаточно развиты и, чем выше они развиты, тем в большей мере возможно накопление мутаций в скрытом виде и поддержание мобильности вида при его фенотипической однородности.

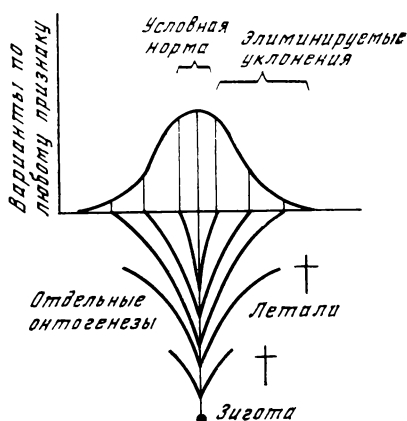


Рис. 1. Схема стабилизирующего отбора

Уклонения в онтогенетическом развитии, ведущие к образованию крайних вариантов, элиминируются. Сохраняются и свободно накапливаются лишь варианты, находящиеся в пределах нормы

Крайние варианты могут отличаться от средней нормы, однако не только по своим наследственным свойствам. Это могут быть и фенотипические отклонения, вызванные действием внешних факторов. Постоянная элиминация таких модификантов неизбежно приведет к сужению нормы реагирования на случайные внешние факторы. Отбираться будут «нормальные» особи, которые не реагируют с такой легкостью на случайные отклонения во внешних факторах, т. е. особи с более стабильным механизмом индивидуального развития. Стабилизация индивидуального развития означает, следовательно, некоторую независимость от изменений во внешних факторах, т. е. известную степень автономности. Аппарат индивидуального развития оснащается регуляторными механизмами, обеспечивающими развитие нормального фенотипа и при отклоняющихся условиях развития. Если, однако, особи данной популяции мало реагируют на случайные внешние факторы, если они получают нормальное строение и характеризуются вполне нормальной жизнедеятельностью, то это означает также и стабилизацию популяции. Как видно, оба эффекта стабилизирующего отбора в сущности неотделимы друг от друга. В первом случае стабилизируется генетическая структура популяции (и вида в целом), во втором случае стабилизируется механизм индивидуального развития. Однако и автономизация индивидуального развития осуществляется путем перестройки его наследственной основы. Последняя является, конечно, неотъемлемой частью генетической структуры популяции. В обоих случаях стабилизация сопровождается прогрессивным развитием регулирующих (гомеостатических) механизмов, поддерживающих устойчивость основных биологических систем — популяции и вида, — с одной стороны, и развивающейся особи — с другой.

Стабильность, следовательно, вовсе не означает неподвижности системы. Наоборот, это — характерное для организмов сочетание некоторого постоянства внешней формы и жизненных проявлений с большой потенциальной пластичностью.

Развитие регуляторных систем имеет огромное значение в эволюции, которое и до сих пор еще не достаточно оценено. Оно допускает накопление большого числа мутаций в скрытом виде, т. е. главным образом в гетерозиготном состоянии. Большинство особей любой не слишком малой панмиктической популяции оказываются гетерозиготными по многим генам. Поэтому и стабилизирующий отбор имеет дело с гетерозиготными особями и это ведет к дальнейшей стабилизации индивидуального развития именно у гетерозиготных особей. В особенности большие популяции, обладая огромным резервом наследственной изменчивости, характеризуются и большей эволюционной пластичностью (мобильностью). Гетерозиготное состояние по многим генам обеспечивает оптимальные условия для возможности

быстрой эволюции. Оно объединяет максимальную стабильность индивидуального развития, а следовательно и зрелой особи, с максимальной генетической мобильностью популяции.

Устойчивость гетерозиготы означает, конечно, отсутствие неблагоприятных выражений наличных мутаций, т. е. их рецессивность, но вместе с тем и возможное доминирование тех же мутаций, в их положительных выражениях. Такое изменение выражения мутаций создается путем комбинирования многих малых мутаций под руководящим влиянием стабилизирующего отбора, т. е. в данном случае отбора в пользу установившейся гетерозиготной нормы (об эволюции доминантности и рецессивности мутаций). Оно может вести и к тому, что гетерозиготная мутация окажется более устойчивой и жизнеспособной, чем каждая из гомозигот (т. е. как мутация, так и прежняя «норма»). Это явление сверхдоминирования является также результатом действия стабилизирующего отбора по гетерозиготам. Ко всему этому мы в дальнейшем еще вернемся. Здесь, однако, остановимся только на одном побочном результате стабилизирующего отбора, который касается в основном организмов, обладающих большой индивидуальной приспособляемостью.

СКОРОСТЬ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Возможность естественного отбора определяется, конечно, наличием материала для отбора, т. е. генетическим многообразием особей данной популяции. Максимально возможная скорость естественного отбора определяется масштабом изменчивости в признаках, имеющих какое-либо значение в борьбе за существование. В математическом выражении эта зависимость известна как основной закон селекции Р. Фишера (R. Fischer):

$$\frac{d\alpha}{dt} = \sigma^2(\alpha). \text{ По этому закону скорость отбора признака } \alpha \text{ про-}$$

порциональна квадрату среднего квадратического отклонения σ данного признака, т. е. его дисперсии. Изменчивость особей популяции зависит от ее насыщенности различными мутациями, которая бывает различной для разных мутаций в зависимости от частоты их возникновения и от биологического их значения. Большинство мутаций неблагоприятно для их обладателей, но некоторые из них могут давать частичные преимущества в некоторых локальных, сезонных или просто случайных условиях существования. Однако даже безусловно вредные мутации, если они рецессивны, могут широко распространяться в популяции. Во всех случаях распространение мутаций зависит от частоты повторного возникновения данной мутации (мутабельности) и

скорости ее уничтожения под влиянием естественного отбора (при полной рецессивности только после появления гомозиготных мутаций). Между мутационным «давлением» и «давлением» естественного отбора устанавливается некоторое равновесие на разном уровне концентрации для разных мутаций — более высоким для условно благоприятных или «индифферентных» мутаций и более низким для вредных и в особенности для полудоминантных леталей. Такое разнообразие в генетическом составе популяции и особенно большое число гетерозигот по разным мутациям составляют как бы основной фонд, или резерв наследственной изменчивости, служащий очень благоприятной основой для эффективного действия естественного отбора и быстрой перестройки генетической структуры популяции. По мере этой перестройки некоторые мутации элиминируются, другие, наоборот, суммируются, частью переходят в гомозиготное состояние и входят в состав новой нормы.

Скорость естественного отбора зависит не только от изменчивости популяции, т. е. резерва уже накопленных изменений, но и от скорости мутирования. Возникновение неблагоприятных мутаций замедляет течение отбора, а возникновение благоприятных ускоряет его. Однако скорость мутирования вообще очень незначительна, да и отбору подлежат не отдельные мутации, а сложные их комбинации в виде тех или иных фенотипов. Число таких комбинаций, конечно, неизмеримо больше числа мутаций, и о недостатке материала для отбора, идущего всегда по фенотипам, не может быть и речи. Во всяком случае, мутирование при определенной его скорости, хотя и может повлиять на общую скорость естественного отбора, не может изменить его направления и закономерного распределения скоростей в зависимости от величины коэффициента селекции и концентрации отбираемых вариантов. Равномерное мутирование может привести лишь к вычитанию или прибавлению некоторой постоянной величины к приводимым далее значениям скоростей отбора.

Вопрос об эффективности естественного отбора теоретически разработан в целом ряде исследований Р. Фишера, Дж. Холдейна и С. Райта (R. Fisher, J. Holdane, S. Wright). Математический аппарат этих работ столь сложен, что не допускает доступного изложения. Мы отметим лишь немногие выводы. Прежде всего укажем, что по сделанным расчетам даже самые малые селекционные преимущества могут быстро привести к весьма заметным сдвигам в строении популяции. Большое значение имеют размеры популяции. В малых популяциях происходят родственные скрещивания, легко приводящие при случайностях в элиминации как в случайной утрате, так и к случайному фиксации генов в гомозиготном состоянии. Эти случайные явления ускользают из-под контроля естественного отбора и, следовательно, естественный отбор в малых популяциях менее эффек-

тивен. Те же явления могут однако привести к возникновению новых комбинаций. В больших популяциях имеются гораздо более благоприятные условия для накопления самых разнообразных наследственных изменений. Случайные процессы практически никакой роли не играют и возможности быстрого отбора очень велики. В больших популяциях однако весьма затруднено фиксирование благоприятных комбинаций. Очень большое значение имеют колебания численности популяции. В период максимального сокращения популяции родственные скрещивания ведут к гомозиготизации и фиксированию различных мутаций и их комбинаций в местах переживания остатков популяции. В период размножения естественный отбор ослаблен. Локальные популяции свободно размножаются, скрещиваются и дают начало множеству новых комбинаций, которые затем в период сокращения численности подвергаются самому жесткому отбору. Наиболее благоприятны для быстрого действия естественного отбора именно такие популяции с колеблющейся численностью или малые, лишь частично изолированные популяции, которые систематически обмениваются мигрантами.

Само собою разумеется, что скорость отбора зависит в основном от величины селекционного преимущества данного варианта. Если один из двух альтернативных вариантов (*A*) оставляет потомство в числе *n* особей, а другой вариант (*B*) при той же начальной численности и в тех же условиях за то же время $n(1-s)$ особей, то величина *s* называется коэффициентом селекции. Эта величина может меняться от 0, при отсутствии преимуществ одного варианта перед другим, до 1, при полном замещении одного варианта другим. Можно показать, что скорость естественного отбора, т. е. величина приращения концентрации отбираемого варианта в единицу времени при прочих равных условиях пропорциональна коэффициенту селекции. При малом значении коэффициента селекции прирост концентрации отбираемого варианта за одно поколение выражается формулой $\Delta p \approx sp(1-q) = pqs$. Как видно, скорость естественного отбора варианта определяется не только селекционным преимуществом перед его альтернативой, но и его концентрацией (*p*). Приведенная формула является упрощенной, она, однако, достаточно точна для большинства случаев, так как величина селекционного преимущества в природных условиях редко превышает 0,01. Однако в условиях эксперимента (искусственные популяции или введение в природную популяцию ясно выраженных мутаций) селекционный коэффициент может быть и значительно выше. Элиминация вредных мутаций может идти с большой скоростью и в природных популяциях. Значение коэффициента селекции в пользу нормы может в пределе достигать $s=1$ (при элиминации полных леталей). Всеобщее значение имеет следующая формула прироста концентрации за одно поколение, дающая

вполне точные результаты для двух взаимоисключающих вариантов: $\Delta p = pq \frac{s}{1 - qs}$, где p — концентрация отбираемого варианта, а q — концентрация элиминируемого. По условию $q = 1 - p$. При малой величине коэффициента селекции эта формула переходит в предыдущую $\Delta p \approx pqs$.

Кривая, выражающая изменение скорости отбора в зависимости от концентрации отбираемого варианта, имеет при малом коэффициенте селекции почти симметричную форму и, следовательно, наибольшая скорость отбора наблюдается на средних его концентрациях. При увеличении коэффициента селекции максимум скорости отбора сдвигается в сторону меньших концентраций, и кривая распределения скоростей отбора приобретает асимметричную форму.

У диплоидного организма соотношения становятся более сложными, так как появляется третий, промежуточный тип, который может иметь различное селекционное значение. Соотношение трех типов в равновесной популяции определяется формулой Вейнберга—Гарди: $(p+q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$. В этом случае при простых мутациях имеется три генотипа AA , Aa и aa , которым соответствуют и фенотипы в числовом соотношении, указанном формулой. При определении скорости отбора, который идет всегда по фенотипам, приходится учитывать не только селекционное преимущество отбираемой гомозиготы, но и гетерозиготы (если она имеет хоть какое-либо отличие от элиминируемого варианта). Это усложняет расчеты, в которых теперь участвуют уже два коэффициента селекции. Ввиду обычного доминирования нормы мы можем рассмотреть лишь этот частный случай, что значительно упростит задачу.

Скорость отбора находится в той же зависимости от селекционного коэффициента и от концентрации отбираемого варианта (фенотипа), как и в случае гаплоидов. Однако сама концентрация вариантов меняется иначе. В данном случае, при полном доминировании, гетерозиготы сходны с доминантными гомозиготами и это значительно увеличивает концентрацию доминантного фенотипа. Это ведет к ускорению отбора доминанты, особенно на малых концентрациях гомозиготы. Наоборот, концентрация рецессивного фенотипа оказывается уменьшенной, так как он в генотипе Aa не получает выражения и не может быть предметом отбора.

Таким образом, кривые, выражающие распределение скоростей отбора фенотипов в зависимости от концентрации соответствующих генов, получают для доминанты и для рецессива различную форму (рис. 2, 3). В особенности интересен, однако, частный случай отбора при наличии селекционного преимущества гетерозиготы перед обоими гомозиготами. При малом селекционном преимуществе гетерозиготы кривая распределения ско-

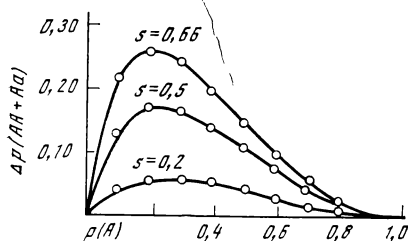


Рис. 2. Скорость естественного отбора $\Delta p(AA+Aa)$ доминантного фенотипа в зависимости от концентрации отбираемого гена $p(A)$ при $s=0.2$; 0.5 и 0.66

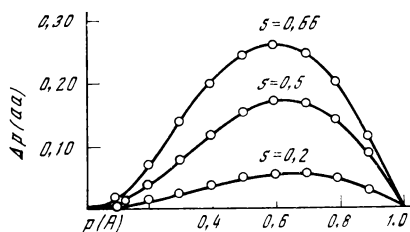


Рис. 3. Скорость естественного отбора $\Delta p(aa)$ рецессивного фенотипа в зависимости от концентрации отбираемого гена $p(a)$ при $s=0.2$; 0.5 и 0.66

ростей отличается от соответствующих кривых для гомозигот лишь большей растянутостью максимума, лежащего на средних концентрациях. При более остром отборе кривая приобретает, однако, ясно седлообразную форму, т. е. двухвершинный характер. В случае равного преимущества гетерозиготы перед обоими гомозиготами эта кривая оказывается вполне симметричной (рис. 4).

Приведенные формулы, а также кривые распределения скоростей отбора в зависимости от концентрации отбираемого гена в популяции, позволяют сделать некоторые интересные заключения. Скорость естественного отбора зависит как от концентрации отбираемого варианта (p), так и от концентрации элиминируемого варианта (q) или, иными словами, она пропорциональна интенсивности соревнования, которую мы измеряем произведением обоих концентраций ($W = apq$).

Скорость отбора зависит также от селекционного преимущества одного варианта перед другим. При малом коэффициенте селекции скорость отбора просто пропорциональна этой величине. При более значительных различиях в конкурентоспособности зависимость сложнее и выражается в нашей формуле величиной $\frac{s}{1 - qs}$.

Если рассматривать скорость отбора в зависимости от концентрации (p) отбираемого фенотипа, то ясно, что перед нами прямая пропорциональность $\Delta p = p \left(\frac{qs}{1 - qs} \right)$. В этом случае можно сказать, что скорость отбора определяется не только концентрацией отбираемого варианта, но и его оценкой, которая дается в нашей формуле величиной $\frac{qs}{1 - qs}$. Оценка отбираемого варианта зависит как от величины коэффициента селекции, так и от концентрации элиминируемого варианта и достигает макси-

муна при его максимальной концентрации. Это собственно понятно, так как оценка в борьбе за существование имеет сравнительный характер. Вариант *A* может выявить свое преимущество перед вариантом *B* лишь при совместном существовании обоих вариантов в популяции. Если вариант *A* редок, то его преимущества перед *B* сказываются с наибольшей ясностью. Если вариант *A* стал обычным, то он уже теряет свое выигрышное положение в популяции, в которой особи *A* преобладают. Если же вариант *A* завоевал всю популяцию, то отдельная особь *A* уже

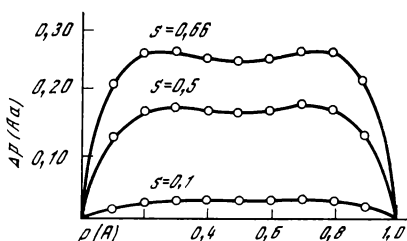


Рис. 4. Скорость естественного отбора $\Delta p(Aa)$ гетерозиготного фенотипа в зависимости от концентрации отбираемого гена $p(A)$ при $s=0,1; 0,5$ и $0,66$

не имеет никаких преимуществ перед другими особями этой популяции. Другими словами, качество варианта не имеет абсолютного значения. Оно всегда относительно. Оценка варианта производится всегда на фоне его альтернативы и является максимальной при решительном преобладании в популяции элиминированного варианта.

Чем значительнее коэффициент селекции (его пределом является $s=1$), тем выше оценка отбираемого варианта уже на самых малых его концентрациях. Поэтому уровень максимальной скорости отбора сдвигается при возрастании коэффициента селекции со средних концентраций при $s>0,1$ все более в сторону меньших концентраций отбираемого варианта. Кривая распределения скорости отбора в зависимости от концентрации отбираемого гена приобретает при этом все более асимметричную форму. В пределе, при $s=1$ скорость селекции определяется только концентрацией элиминированного варианта и, следовательно, максимальна уже на самых минимальных концентрациях отбираемого варианта ($\Delta p=q$).

Седлообразная форма кривой распределения скоростей отбора гетерозиготного фенотипа в зависимости от концентрации одного из генов является добавочной иллюстрацией сказанного. Кривая эта имеет два максимума — один максимум определяется оценкой гетерозиготы *Aa* на фоне полного преобладания в популяции одной гомозиготы (*aa*) или одного гена (*a*), а второй максимум определяется оценкой той же гетерозиготы на фоне полного преобладания другой гомозиготы (*AA*) или гена *A*. Чем меньше значение коэффициента селекции, тем шире раздвинуты оба максимума и тем яснее они выражены.

Все это имеет глубокий биологический смысл. Естественный отбор есть результат внутривидового соревнования особей (вариантов). Если скорость естественного отбора определяется при прочих равных условиях произведением из концентраций обоих вариантов, то это значит, что она пропорциональна напряженности их соревнования. Скорость естественного отбора пропорциональна, следовательно, математической вероятности столкновения обоих альтернативных вариантов. В начале отбора, когда концентрация отбираемого варианта A очень мала, каждая особь A сталкивается практически только с особями B и при этом полностью выявляются ее преимущества. Однако скорость естественного отбора мала, так как число особей A (а следовательно, и общее число гетерогенных столкновений) еще очень мало. По мере нарастания концентрации особи A все чаще сталкиваются и с другими особями A и в этом случае не выявляют своих преимуществ. Однако, скорость отбора нарастает, так как число особей A , а вместе с тем и абсолютное число столкновений между разными вариантами продолжают нарастать. Когда концентрация A достигает 50%, особи A сталкиваются в своей жизни в равном числе случаев как с особями B , так и с особями A . Только в первом случае выявляется их преимущество. Особи A утратили следовательно свое исходное преимущество в популяции по меньшей мере на 50%. Однако абсолютное число столкновений теперь максимально. При преобладании в популяции варианта A он сталкивается уже главным образом с особями A и, следовательно, окончательно лишается своих былых преимуществ в популяции. С падением концентрации варианта B уменьшается теперь и число гетерогенных столкновений и скорость отбора быстро падает. При отборе гетерозиготы Aa максимум скорости отбора определяется выявлением ее преимуществ при наибольшей вероятности столкновения с гомозиготой aa в случае ее преобладания в популяции и вероятностью столкновения с гомозиготой AA при преобладании последней.

Таким образом, естественный отбор определяется в своей скорости внутривидовым соревнованием вариантов, интенсивность которого зависит от распределения концентраций, т. е. от вероятности столкновения альтернативных форм между собой. Кроме этого, скорость естественного отбора определяется, конечно, селекционным преимуществом выявляемым при сопоставлении этих вариантов в условиях данного биогеоценоза.

Кривая распределения скоростей отбора гетерозиготы замечательна не только по своей форме. Она демонстрирует большую эффективность естественного отбора гетерозиготного фенотипа в огромном диапазоне концентраций каждого из генов (от 0,1 до 0,9) или каждого из гомозиготных фенотипов (от 0,01 до 0,8).

Мы говорим пока только о скорости отбора фенотипов. Однако отбор фенотипов по необходимости связан и с отбором гено-

типов. При отборе гаплоидов отбор фенотипа равнозначен отбору генотипа. В случае диплоидного организма это не совсем так. При полном доминировании скорость отбора доминантного гена снижается вследствие отбора гетерозиготных особей Aa , которые содержат в себе, кроме отбираемого гена A , также элиминируемый ген a . Снижается также скорость отбора рецессивного гена a , который отбирается только по относительно редкому фену aa и оказывается недоступным для отбора по обычным фенам Aa . Для отбора доминантных генов это уменьшение скорости отбора особенно значительно (примерно вдвое) вначале, когда почти все гены A заключаются в гетерозиготах. Однако, по мере увеличения количества гомозиготных доминантов скорость отбора гена A возрастает, приближаясь к скорости отбора фена ($AA + Aa$), так как относительное число гетерозигот в популяции уменьшается. Наоборот, при отборе рецессивного фенотипа aa отбор гена a идет вначале почти с той же скоростью, как и отбор фена aa , так как последний содержит только гены a . Однако по мере увеличения концентрации a , элиминируемые гены A сохраняются главным образом в гетерозиготах Aa , в которых гены a недоступны для отбора. Элиминация гетерозигот замедляет отбор генов a примерно вдвое (по сравнению со скоростью отбора фенотипа aa).

Для непосредственного определения изменения концентрации генов в популяции (за одно поколение) в результате естественного отбора диплоидных особей по их фенотипам была предложена следующая приближенная формула (Wright): $\Delta p \approx pqs[q + hs(1 - 2q)]$, где p означает концентрацию доминантного гена A , q — концентрацию рецессивного гена a , s — селекционное преимущество фенотипа AA и hs — селекционное преимущество гетерозиготного фенотипа Aa перед гомозиготой aa . Эта формула пригодна только при малом значении селекционных коэффициентов s и hs и не малых концентрациях $p(A)$.

При равенстве селекционного преимущества гетерозиготы и нормальной гомозиготы AA и, в частности в случае полного доминирования нормы, вполне точные результаты дает формула

$\Delta p = pq^2 \frac{s}{1 - q^2s}$, которая при малых значениях s дает (как и

первая формула) приближенно: $\Delta p \approx pq^2s$. Во всех наших рассуждениях мы считали, что коэффициент селекции является величиной постоянной для данной пары альтернативных вариантов. Это вряд ли так. При отборе положительного варианта A не только нарастает его концентрация, но при постоянном перекомбинировании могут улучшиться его качества, в результате чего значение коэффициента селекции будет нарастать и это может привести к заметному ускорению отбора. Вероятно, такое ускорение будет наибольшим именно в первой фазе завоевания своего места в системе данной популяции.

Мы видели, что скорость отбора доминантного фена (и гена) возрастает при увеличении концентрации соответствующего гена в популяции вначале очень быстро. Наоборот, скорость естественного отбора рецессивного фена (и гена) нарастает вначале, при малых концентрациях, очень медленно, хотя и достигает позднее того же уровня, как и в случае доминантности. Это ведет при отборе в течение ряда поколений к очень большому отставанию в достижении заметного эффекта при отборе по рецессивным признакам. Однако конечный результат оказывается через некоторое время тем же самым.

Как бы ни было велико значение подобных теоретических расчетов, следует всегда помнить, что их правильность зависит от правильности принятых предпосылок и их значение поэтому всегда условно. Всегда в основу расчетов кладутся результаты известной схематизации, упрощения реальных соотношений. В действительности, например, не существует ни абсолютного доминирования, ни полной рецессивности. Следовательно, реальные кривые скорости отбора займут промежуточное положение между нашими теоретическими кривыми. Совершенно новые мутации не бывают рецессивными, и если их выражение хотя бы в какой-либо мере благоприятно, то одновременно с их отбором начнется и отбор на усиление этого выражения в гетерозиготе. Мутация начнет доминировать, и это быстро приведет к ускорению отбора, не только вследствие самой доминантности, но и вследствие возрастания коэффициента селекции. Кроме того, в природных условиях жизни амфимиктических популяций эволюция редко строится непосредственно на отборе вновь возникающих отдельных благоприятных мутаций. Обычно популяции находятся в состоянии некоторого генетического равновесия и при изменении условий существования переходят из одного стационарного состояния в другое за счет мобилизации внутренних резервов изменчивости. В этом случае все преимущества будут на стороне рецессивных генов, которые уже обладают, в отличие от доминантных, значительной концентрацией в любой природной популяции. При эволюционной перестройке популяции доминантные и рецессивные мутации стартуют на совершенно разных уровнях концентрации. Поэтому отбор рецессивных мутаций может произойти с большей скоростью, чем отбор доминантных.

При каких-либо преимуществах у гетерозиготы, ее отбор произойдет вначале с исключительно большой скоростью, так как все мутации находятся в равновесной популяции именно в гетерозиготном состоянии и нередко достигают высокой концентрации. Однако при свободных скрещиваниях и отсутствии генетических механизмов, поддерживающих постоянную гетерозиготность, полное насыщение популяции гетерозиготной мутацией оказывается недостижимым (максимальный уровень насыщения достигается только при малой жизнеспособности гомозиготной мутации).

УПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫМ ПРОЦЕССОМ

Дарвин построил свою теорию эволюции именно на накопившемся уже тогда опыте растениеводства и животноводства. С тех пор практика выведения новых форм ушла далеко вперед. Однако теперь только полное знание законов изменчивости и наследственности может привести к дальнейшим успехам на этом пути, к ускорению работы и достижению наиболее надежных результатов. Управление эволюционным процессом и означает вполне сознательное преобразование организмов, ведущее в кратчайший срок к созданию новых растений и животных с заранее заданными свойствами.

Первым условием успеха является использование подходящего природного или уже окультуренного материала с достаточно широким диапазоном наследственной изменчивости. Желательно и повышение этой изменчивости путем гибридизации близких форм, а также путем применения мутагенных агентов. Очень большое значение имеет получение полиплоидов и особенно аллополиплоидов как форм, обладающих наиболее богатой наследственной основой. В будущем можно надеяться и на получение определенных, направленных наследственных изменений. На этом пути стоит экспериментальное получение мутаций химическими агентами и в особенности попытки внесения новых звеньев в молекулу ДНК. Разрешение этой задачи составит новую эру не только в растениеводстве и животноводстве, но и в биологии вообще. Воздействие на молекулу ДНК даст в руки новый метод экспериментального исследования не только явлений наследственности и эволюции, но и индивидуального развития как в норме, так и в патологии и не только в морфологическом, но и в физиологическом аспекте.

Однако в настоящее время направление эволюции дается в растениеводстве и животноводстве, как и в природных условиях, не наследственной изменчивостью, а только планомерным отбором таких изменений. Разница между искусственным отбором и естественным главным образом в том, что последний всегда направлен к достижению наилучших условий для жизни данного вида организмов, а искусственный отбор направлен к достижению максимальной продуктивности соответственно требованиям человека, хотя бы это происходило и вопреки интересам самих организмов. Так, у всех культивируемых растений в результате искусственного отбора увеличиваются выходы того материала, который используется человеком, — размеры и количество семян у зерновых культур, размеры корней, клубней или

зеленых частей у овощных, количество и качество волокон или выход растительного масла у технических культур, выход алкалоидов у лекарственных, размеры, качество и количество плодов у ягодных культур и плодовых деревьев. У животных соответственно требованиям увеличивается продукция мяса, отложения жира, количество и вес откладываемых яиц, количество и качество шерсти и т. д. Вместе с тем постепенно исчезают те признаки, которые в условиях культуры полностью теряют свое значение — у растений исчезают средства для распространения семян, у животных редуцируются средства пассивной и активной защиты, теряются опознавательные признаки, перестраивается система инстинктов, меняется поведение. Все это не значит, однако, что естественный отбор совершенно теряет свое значение в условиях человеческой культуры. Хотя его влияние и ослабляется в известной мере, действие естественного отбора все же не прекращается. Прежде всего, всегда и везде сохраняется значение естественного отбора (если искусственный отбор этому прямо не противодействует), т. е. продолжается элиминация мутаций, снижающих жизнеспособность в данных, искусственно созданных условиях. Таким образом, постепенно создаются и новые вполне сбалансированные генетические комбинации, связанные с устойчивостью в индивидуальном формообразовании.

Так как в условиях, создаваемых человеком, индивидуальное развитие протекает несколько иначе, меняется также и выражение мутаций. Меняется их значение для жизни и размножения. Естественный отбор получает поэтому в условиях культуры новое направление, которое соответствует этим условиям. Процесс адаптации продолжается, но он определяется теперь не природной обстановкой, а той обстановкой, которая создается человеком. Рвутся привычные связи с элементами прежнего биогеоценоза и устанавливаются новые связи с теми почвами, микроклиматом и организмами, которые избираются человеком или просто сопутствуют человеку как косвенные результаты его деятельности. Так, например, обработка почвы и внесение в нее удобрений, введение севооборотов, удаление посторонних конкурентов и вредителей, а нередко и регуляция орошения создают более благоприятные условия для развития роста и плодоношения растений. Результатом является повышение урожаев. Вместе с тем и естественный и искусственный отбор протекают именно в этих улучшенных условиях. Отбор более устойчивых, быстро развивающихся и плодовых особей в условиях хорошей обработки почвы означает приспособление растений к установившейся агротехнике и максимальное использование создаваемых условий. Поэтому все культурные сорта отличаются от исходных гораздо большей способностью использовать удобрения. Высокопродуктивные сорта гораздо сильнее реагируют на внесение

удобрений и являются соответственно более требовательными, чем примитивные сорта.

Высокие качества культурных сортов реализуются только в условиях высокой агротехники. При примитивной обработке почвы культурные сорта не могут выявить своих качеств, а в природных условиях они и вообще не смогли бы существовать.

Агротехнические приемы сглаживают природные различия в качестве почв на огромных территориях. Однако полное выравнивание почв невозможно. Остаются также различия климатические — большая или меньшая влажность почвы и воздуха, разные распределения температур и осадков по сезонам, разная инсоляция, более или менее резкие суточные и годовые колебания температуры и мн. др. Поэтому как естественный отбор, так и сознательный искусственный отбор ведут к созданию локальных и региональных сортов, т. е. экологических форм, которые отличаются от природных экологических рас лишь привязанностью к тем искусственным биогеоценозам, которые называются полем, огородом или садом.

Для животных условия существования нивелируются в значительно большей мере, чем для растений, так как под покровительством человека они находят защиту от климатических невзгод, а питание полностью регулируется человеком. Все сказанное заставляет всегда помнить о деятельности естественного отбора и учитывать его влияние при искусственном отборе. Условия внешней среды не могут быть безразличными, и селекция по одним и тем же признакам приведет к различным результатам при разных условиях культуры.

Для растений имеют большое значение многие климатические факторы: влажность, температура, длина светового дня, и притом различные на разных стадиях развития. Однако и для животных эти условия небезразличны, особенно для функций размножения. Для созревания половых продуктов животных также нередко требуются известные температурные условия и определенные нормы освещения, иногда даже в виде определенной длины светового дня (доказано для некоторых птиц). В особенности же важно полноценное питание.

Методы искусственного отбора меняются по мере накопления опыта и знаний. В культурных странах *бессознательный отбор* давно уступил место *планомерному*. Последний применялся, а иногда и теперь применяется в виде *массового отбора* по фенотипам. При этом производится оценка особей каждого поколения непосредственно по их признакам. Отобранные при этом методе особи могут быть крайне различными по своим наследственным свойствам и это замедляет достижение желаемого результата. В больших хозяйствах поэтому перешли от массового отбора к *индивидуальному*. В этом случае отобранные особи многократно проверяются по их потомству и лишь после этого

используются для дальнейшего отбора и комбинирования. Этим методом за последнее столетие получены очень значительные результаты, которые в некоторых случаях, казалось, привели к пределу, диктуемому физиологическими возможностями данной организации. Однако успехи в изучении законов наследования привели к открытию новых путей дальнейшего совершенствования методов отбора и синтеза новых сортов в результате целенаправленного комбинирования.

Оценка отдельных особей ведется, прежде всего, по их происхождению, а затем и по потомству. Подробному изучению подвергаются изолированные линии, поддерживаемые с помощью внутрилинейных скрещиваний (или самоопыления у растений). Межлинейные скрещивания и анализ потомства дают возможность изучить их генетическую структуру. Знание генетической структуры отдельных линий позволяет создать почти любые желательные комбинации. Такой метод *линейного отбора* требует большого масштаба исследований на огромном числе особей. Он требует применения специальных методов не только генетического анализа, но и оценки качества продукции всевозможными специальными методами. Изучается также наследование общей выносливости, устойчивости против различных заболеваний и климатических факторов. Одним словом, требуются большие площади, большое число специалистов и исследовательских лабораторий, что возможно только для больших предприятий и в особенности для государственных организаций. Этими методами в Швеции, ГДР, ФРГ, США, СССР и других странах за последние десятилетия выведено много высокопродуктивных районированных сортов зерновых культур со значительно улучшенными качествами. Большие результаты получены и на овощных, ягодных и технических культурах. Медленная смена поколений у древесных пород и крупных животных не позволяет, конечно, достигнуть положительных результатов с такой скоростью, как у однолетних растений. Поэтому ощутимые результаты получены пока только у таких быстро размножающихся животных, как кролики, свиньи и домашняя птица. Во всех этих случаях главную роль играет комбинирование наследственных свойств после основательного изучения генетической основы тех качеств, которые являются предметом отбора.

Большинство количественных признаков определяется в своем развитии многими сходными по своему эффекту полимерными генами (полигенами). Поэтому усиление выражения количественных показателей продуктивности достигается в основном за счет отбора и комбинирования полигенов. Однако далеко не всегда комбинирование генов вызывает простое суммирование их фенотипического эффекта. Из элементарной генетики мы знаем, что комбинирование признаков, обусловленных разными генами, приводит иногда к развитию качественно новых призна-

ков (классический пример комбинирования разных форм гребня у кур). Точно так же мы знаем, что нормальный, вполне жизнеспособный, устойчивый и плодовитый организм характеризуется определенной комбинацией разных генов, среди которых могут быть и такие, которые в отдельности проявляются в виде безусловно неблагоприятных мутаций. В состав нормы могут входить и летали, которые ничем себя не обнаруживают, если они поддерживаются в гетерозиготном состоянии. Во всяком случае, норма имеет всегда сложный состав и характеризуется сбалансированной генетической структурой и устойчивым механизмом индивидуального развития. Скрещивание между экологическими и географическими формами (а тем более межвидовая гибридизация) приводит нередко к снижению жизнеспособности и плодовитости вследствие нарушения баланса при совмещении разных генотипов. Однако и родственное разведение приводит часто к снижению жизнеспособности вследствие того, что некоторые неблагоприятные рецессивные гены переходят в гомозиготное состояние. При скрещивании таких линий между собой в первом же поколении гибридов нормальная жизнеспособность и плодовитость сразу полностью восстанавливаются.

Восстановление или даже повышение жизнеспособности, устойчивости, мощности и плодовитости в результате скрещивания называется гетерозисом. Последний означает следовательно восстановление нормального или установление нового, еще более благоприятного соотношения между генами, ведущего к большей слаженности механизма индивидуального развития.

В основе гибридного гетерозиса может лежать либо комбинация разных, т. е. негомологичных генов, либо комбинация аллелей, т. е. гетерозигот по некоторым генам. Для практики имеет наибольшее значение первый случай, так как он позволяет создать путем межлинейного скрещивания наиболее продуктивные комбинации многих полигенов в гомозиготном состоянии. Использование гомозигот означает возможность размножения данного сорта без расщепления. Известным примером такого гетерозиса являются новейшие гибридные сорта кукурузы, выведенные первоначально в США. По-видимому, чаще, в особенности у животных, явления гетерозиса объясняются взаимодействием аллеломорфных генов.

У генетически наиболее изученной плодовой мушки (разные виды *Drosophila*) известно большое количество летальных генов, которые вызывают в гомозиготном состоянии гибель на более или менее ранней стадии развития, а в гетерозиготе ничем себя не проявляют. Известны и полулетали, которые снижают жизнеспособность и плодовитость. Наконец, огромное большинство мутаций в гомозиготном состоянии обнаруживают вообще сниженную жизнеспособность и плодовитость в нормальных условиях культуры. При родственном разведении многие неблаго-

приятные мутации переходят в гомозиготное состояние, появляются и гомозиготные рецессивы по леталем и полулеталем и это приводит к общему снижению жизнеспособности и плодовитости всей культуры. При скрещивании таких культур со сниженной жизнеспособностью между собой все эти гены переходят в гетерозиготное состояние, и сразу полностью восстанавливаются и жизнеспособность, и плодовитость. Раньше именно этим и объясняли явления гетерозиса. Дело оказалось, однако, не так просто.

В основе гетерозиса лежит всегда взаимодействие различных генов и при том иногда, как мы уже видели, и негомологичных. Взаимодействие нормального аллеля с мутантным приводит обычно к погашению выражения мутации в гетерозиготных особях (рецессивность). Нередко, однако, мутация имеет какое-либо морфологическое или, чаще, физиологическое выражение и в гетерозиготе (полудоминантность). Обычно это просто ослабленное выражение признаков, характерных для гомозиготной мутации. Однако в некоторых случаях гетерозигота обладает своим новым выражением и иногда не только отличается от обоих гомозигот, но оказывается и более жизнеспособной или плодотворной, чем мутантная и нормальная особь (сверхдоминантность). Некоторые преимущества проявляются в известных условиях даже у гетерозиготных леталей (породы рогатого скота *Niatta* и *Dexter* являются носителями леталей, однако культивировались как хозяйственно выгодные продуктивные породы). В некоторых специальных условиях многие гетерозиготы оказываются более выносливыми чем нормальные гомозиготы (например, мутация вывернутых крыльев «*eversae*» у *Drosophila funebris* обладает повышенной жизнеспособностью при 24—25°). Иногда гетерозиготы обладают более высокой устойчивостью и плодотворностью даже в обычных условиях культуры. Это явление также может быть источником гибридного гетерозиса.

По мере дальнейших успехов в изучении генетической структуры популяций выясняется все в большей мере положительное значение гетерозиготности по многим признакам, в особенности у животных. У животных, и прежде всего у позвоночных, обоеполое размножение является единственным способом воспроизведения (партогенез крайне редок) и при подвижности животных родственные скрещивания происходят относительно редко. Поэтому нормально особи любой природной популяции гетерозиготны по очень большому числу генов (и в особенности по многим полигенам). Естественный отбор имеет всегда дело с такими особями. Он всегда направлен на установление максимальной приспособленности и жизнеспособности, а также оптимальной плодовитости этой гетерозиготной нормы. Поэтому при постоянном перекомбинировании всегда отбираются особи с наиболее благоприятным выражением по многим гетерозиготным

мутациям. Отбор «модификаторов» ведет не только к рецессивности, т. е. к погашению неблагоприятных выражений мутаций, но и к доминированию и даже сверхдоминированию, т. е. усилению тех ее выражений, которые оказываются благоприятными для жизни и размножения гетерозиготы. Если в результате скрещивания разных форм и линий происходит комбинирование многих таких гетерозиготных мутаций с положительным эффектом, это может привести к значительному увеличению жизнеспособности и продуктивности, т. е. к ясному проявлению гибридного гетерозиса.

У растений часто наблюдается самоопыление и тогда происходит, очевидно, гомозиготизация по многим признакам. Даже у нормально перекрестно опыляющихся растений все же преобладают скрещивания между территориально близкими и потому обычно родственными особями. Поэтому у них вообще многие гены находятся в гомозиготном состоянии, а следовательно, и отбор ведет к установлению наиболее благоприятной комбинации гомозигот. В этом случае возможны проявления гомозиготного гетерозиса у гибридов. Однако и у растений установлено во многих случаях положительное значение гетерозиготности, которая, очевидно, поддерживается действием естественного отбора. По Штуббе (Stubbe) именно гетерозиготность является обычной основой гетерозиса. У растений гетерозиготность, а вместе с тем и гетерозисный эффект могут быть зафиксированы при установлении полиплоидии, а также — апогамии. Быть может этим и объясняется мощность и жизнестойкость некоторых аллотетраплоидов, и процветание многих апогамов. Во всяком случае и гетерозиготный гетерозис дает большие перспективы его использования в растениеводстве, в особенности путем полиплоидизации гетерозисных гибридов.

Использовать гетерозис гетерозигот в практике животноводства труднее, так как он оказывается нестойким вследствие расщепления и перекомбинирования в потомстве. Однако и это не безнадежно. В природных условиях возможно фиксирование комбинаций различных генов в пределах отдельных хромосом. Насколько удастся использовать такие механизмы в практике покажет будущее. Однако и в настоящее время можно достичь больших результатов путем сознательного комбинирования наследственных факторов разных линий. Можно также использовать явления гетерозиса для достижения максимальной устойчивости и продуктивности, по меньшей мере путем комбинирования разных гомозигот.

ФОРМЫ И СКОРОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ

Эволюция определяется сменой взаимоотношений между организмом и внешней средой. Большое значение имеет поэтому изменение в факторах неорганической природы, т. е. климата в широком смысле. Известна огромная роль горообразовательных процессов, трансгрессии морей и климатических изменений геологического прошлого в преобразовании целых флор и фаун. Однако климатические изменения, сказываясь, прежде всего, на распределении растительного покрова и животного населения, приводят к изменениям в строении организмов лишь косвенно через изменение взаимоотношений между организмами. Эти взаимоотношения могут изменяться и без каких-либо существенных преобразований в климате или при самых незначительных геофизических изменениях. Установление временной связи между Сев. Америкой и Азией или недавнее соединение между Сев. и Южной Америкой не сопровождалось заметными изменениями климата, привело, однако, к перераспределению организмов и значительным эволюционным преобразованиям мигрантов.

Эволюция определяется сменой условий существования как в пространстве, так и во времени. В зависимости от этих условий она может выражаться в разных формах. Наиболее показательна адаптивная радиация форм, захвативших новую область обитания, приспособляющихся к различным локальным условиям и вселяющихся в разные экологические ниши. В основе адаптивной радиации форм лежит расхождение признаков Дарвина, начинающееся внутривидовой дифференциацией и видообразованием и ведущее при дальнейшем расхождении к образованию выше стоящих систематических объединений. При последовательной смене разных условий накопление многих более широких адаптаций может привести и к общему повышению организации.

Прогрессивная эволюция в целом сопровождается также вытеснением специализированных организмов другими организмами, обладающими приспособлениями более широкого характера, занимающими соответственно более широкие экологические зоны и образующими более многочисленные популяции. Во всех случаях разный темп эволюции определяется многими условиями и, прежде всего, основными факторами теории Дарвина — возможностью размножения, изменчивостью наследственных свойств популяций, напряженностью соревнования, интенсивностью избирательной элиминации, характером и скоростью естественного отбора. Однако дифференциация форм и в особенности видообразование (в пространстве) определяются дополнительными факторами — наличием свободных экологических ниш, воз-

возможностью ограничения панмиксии при различных формах частичной изоляции, способом размножения и т. п.

Так как и дифференциация форм протекает во времени и сопровождается их эволюцией, то, конечно, нельзя отрывать видообразования от эволюции. Эволюция всегда связана с видообразованием, однако последнее может протекать и без дифференциации в пространстве путем преобразования всего вида во времени (становление палеонтологических видов). Мы рассмотрим сначала значение различных факторов для скорости эволюции вообще, а затем вкратце и частный вопрос о факторах, определяющих скорость видообразования.

Внешние факторы, определяющие темп эволюции, можно свести в две взаимосвязанные группы: геофизические факторы (изменения в распределении материков и морей и климатические изменения) и экологические факторы (изменения в распределении почв, растительности, животного населения и особенно изменения в соотношениях между разными организмами). Первые определяются вековыми изменениями в строении земной коры, ее локальными поднятиями и опусканиями и, в частности, горообразованием процессами. Вторые являются непосредственными результатами этих изменений.

В прошлые геологические эпохи вслед за периодами интенсивного горообразования (в силуре, перми и на грани мезозоя и кайнозоя), сопровождавшегося резкими изменениями климата, всегда происходило радикальное изменение всей флоры и фауны на огромных пространствах воды и суши. Происходило вымирание большого числа форм и даже целых типов организации, а вслед затем быстрое распространение и адаптивная радиация новых организационных форм. Так, в конце каледонского горообразовательного периода произошло быстрое вымирание граптолитов, трилобитов, почти всех брахиопод, наутилид и всех цистоидей, а вслед затем, в девоне, распространяются амmonoидеи и первые рыбы. В девоне же появляются заросли крупной наземной растительности — древовидные плауны, хвощи, папоротники, сигиллярии, а также наземные членистоногие и первые наземные позвоночные, которые затем в карбоне, в условиях теплого и влажного климата, достигают полного расцвета. Однако уже в конце карбона и в перми наступившее охлаждение и условия континентального климата привели к быстрому вымиранию амфибий и теплолюбивой флоры палеозоя. Вместо них распространяются рептилии, разнообразные насекомые и приспособленная к более суровым условиям климата глоссоптериевая флора. У насекомых устанавливается полный метаморфоз, а сохранившиеся амфибии возвращаются к жизни в воде. В мезозое равновесный теплый климат привел эту флору и фауну к новому расцвету и богатой адаптивной радиации форм. Однако в мелу наступает новое похолодание. Рептилии вымирают. На смену им

распространяются птицы и живородящие млекопитающие. Появляются покрытосемянные растения и связанные с ними высшие насекомые. Горообразовательные процессы, ставшие причиной возникновения крупнейших современных горных хребтов, привели и к значительным перераспределениям материков и морей. Европейский материк соединяется с азиатским, а последний отделяется от североамериканского. Происходят быстрые и резкие изменения климата, которые влекут за собой полное преобразование животного населения суши. В третичном периоде на огромных пространствах северного полушария устанавливается тропический и субтропический климаты. В этих условиях происходит богатейшая радиация высших растений и насекомых, а также птиц и млекопитающих. Однако новое изменение климатов и затем ряд оледенений в четвертичном периоде вновь влекут за собой не только перераспределение флор и фаун, но и вымирание многих млекопитающих, которые вытеснялись более молодыми и более устойчивыми представителями грызунов, копытных, хищных и др. высших форм.

Таким образом, изменения условий существования всегда вели, с одной стороны, к вымиранию многих главным образом специализированных организмов и, с другой стороны, приводили и к образованию новых форм, более приспособленных к изменившимся условиям. При постоянстве благоприятных условий существования не замечается образования каких-либо принципиально новых форм организации, а только адаптивная радиация и специализация уже существующих. Так было в карбоне, триасе и юре, а также в большей части третичного периода. На грани же эпох, при значительных геофизических преобразованиях, происходило широкое вымирание одних форм и быстрое рождение новых. Так, в перми и на грани мезозоя произошло вымирание большинства амфибий и рождение основных ветвей рептилий, в том числе форм, приведших к возникновению птиц (псевдозухии), и форм, послуживших основой для возникновения млекопитающих (тероморфы). В мелу и на грани третичного периода вымерло большинство рептилий и возникли настоящие птицы и плацентарные млекопитающие.

И в настоящее время видны результаты этой неравномерности темпов эволюции. В тропических областях Африки с Мадагаскаром, Южной Америки и особенно Юго-Восточной Азии с Малайским архипелагом, при большом постоянстве благоприятных условий существования, флора и фауна, несмотря на чрезвычайное разнообразие и обилие, отличаются в общем своей примитивностью. Здесь сохранились многие совершенно архаичные формы (из растений — близкий к псилофитам *Psilotum triquetrum*, голосемянное *Ginkgo biloba*, из животных — первичнотрахейный *Peripatus*, насекомоядные *Centetes*, *Microgale* и *Solenodon*, тапиры, полуобезьяны *Tarsius* и лемуры, а также

примитивные птицы тинаму, гоацин и страусы). Между тем в многообразных и непостоянных, частью суровых условиях умеренного пояса Евразии и Северной Америки преобладают молодые, прогрессивные представители высших растений, птиц, млекопитающих. Хотя наземная жизнь возникла много позднее водной, она дала начало гораздо большему многообразию и главное всем высшим представителям организмов — сосудистым растениям, трахейным членистоногим, рептилиям, птицам и млекопитающим. С другой стороны, в воде сохранились до наших дней многие свидетели далекого прошлого — диатомеи и другие водоросли, примитивнейшие кишечнополостные, низшие черви, низшие ракообразные. Некоторые простейшие, губки, кораллы и мшанки, брахиоподы и многие моллюски (включая *Nautilus*) сохранились почти неизменными с начала палеозоя. В водах Индийского океана сохранилась «мезозойская» кистеперая рыба *Latimeria chalumnae*, в тропических реках Африки совершенно архаическая рыба *Polypterus*, в реках Северной Америки «мезозойские» ганоиды *Amia calva* и *Lepidosteus*, в реках Австралии такая же древняя двоякодышащая рыба *Ceratodus*. Наконец, в реках Евразии и Северной Америки еще довольно широко распространены и весьма примитивные осетровые рыбы. Нельзя не связать этого со значительно большим постоянством условий существования в водной среде по сравнению с наземновоздушной. Именно изменчивые условия жизни на суше и в особенности в местностях с континентальным климатом привели к образованию высших типов как растительной, так и животной организации. Это — внешние факторы. Все они оказывают свое преобразующее влияние лишь косвенно через изменение соотношений между самими организмами.

Геофизические изменения вызывают непосредственно лишь перераспределение флор и фаун и изменение их состава. Этим самым меняются и экологические условия существования отдельных организмов. Одни из них переселяются или вымирают, другие, наоборот, размножаются и расселяются на освободившихся территориях и распределяются по разнообразным экологическим нишам. В результате меняются биогеоценозы и меняются соотношения между организмами. Именно эти биоценоотические изменения и являются уже непосредственными источниками эволюционных преобразований.

Из биоценоотических взаимоотношений наибольшее значение для жизни, размножения и эволюции имеют пищевые связи. Растительные организмы вытесняют друг друга в борьбе за воду и минеральные источники питания, с одной стороны, и за использование света, с другой. Животные соревнуются в борьбе за органические пищевые ресурсы, но существуют, в конце концов, только за счет растений.

Пищевые взаимоотношения достигают иногда большой сложности, составляясь порой из большого числа последовательных звеньев. В основе таких «цепей питания» лежат растительные источники пищевых ресурсов, а во главе — хищники. Низшие звенья могут состоять из многочисленных мелких растительноядных форм, высшие — из немногих крупных хищников. Особи вида, занимающего положение высшего звена в цепи питания, свободно размножаются, конкурируют друг с другом, но во взрослом состоянии не имеют опасных врагов (кроме паразитов) и непосредственно не истребляются. Наоборот, виды, занимающие положение низших звеньев, хотя и обеспечены питанием, сами интенсивно истребляются, не достигают большой плотности населения и поэтому внутривидовая конкуренция у них не достигает заметной остроты. Так как основной движущей силой эволюции является внутривидовое соревнование особей, то естественно, что темпы эволюции организмов, занимающих высшие места, должны быть выше. С другой стороны, организмы, занимающие положение в низших звеньях, находятся в тем более невыгодном положении, чем более массовый характер носит их истребление. Отбор идет по направлению увеличения плодовитости, и такие организмы превращаются в кормовую базу вышших животных, без всяких перспектив прогрессивной эволюции. С другой стороны, однако, личиночные формы развития, мальки или молодь животных при отсутствии охраны со стороны взрослых могут также стать кормовой базой для других животных, и это может повлечь за собой катастрофические последствия и для животных, занимающих во взрослом состоянии высшие звенья в цепях питания. Такова, очевидно, была участь хищных цефалопод геологического прошлого и даже колоссальных хищных динозавров, яйца и молодь которых, вероятно, истреблялись мелкими млекопитающими мезозоя.

В любой геологической эпохе с наибольшей скоростью развивались всегда организмы, стоящие на высшем уровне в пищевых взаимоотношениях — обеспеченные жизненными средствами, наиболее активные и не имеющие сильных конкурентов. В кембрии и силуре достигли процветания высшие представители морских членистоногих — трилобиты и ракоскорпионы (*Giganthostraca*). Однако их личинки, вероятно, истреблялись хордовыми животными, а они сами уничтожались головоногими моллюсками (*Nautiloidea*), а в силуре и первыми челюстными позвоночными (от которых в ископаемом состоянии сохранились лишь многочисленные зубы). Поэтому у них сначала сильно развивался панцирь как средство пассивной защиты, а затем они все же быстро вымерли.

Сильно размножились, повышали свою организацию и дали начало большому разнообразию форм жестокие хищники морей — головоногие моллюски, которые с переменным успехом

боролись за господство с хищными рыбами. Рыбы испытали быструю эволюцию первоначально в пресных водах, где они царствовали безраздельно, и дали в палеозое начало богатейшему разнообразию палеонисцид, а также различным формам кистеперых и двоякодышащих рыб. Палеонисциды дали начало высшим рыбам того времени — костным ганоидам (*Holostei*), которые господствовали в течение мезозоя, но, начиная с мела и в третичное время, уступили свое место костистым рыбам, как наиболее прогрессивным своим потомкам. Эволюция рыб, как высших представителей водной фауны, шла с очень большой и все возрастающей скоростью. С еще большей скоростью шла эволюция наземной фауны. Высшие представители беспозвоночных — членистоногие — завоевали сушу непосредственно вслед за появлением наземной растительности в силуре — девоне. Однако вскоре стали выходить на сушу и кистеперые рыбы, давшие в девоне начало первым амфибиям. В течение карбона амфибии господствовали безраздельно. Они обладали неограниченной кормовой базой как в воде, питаясь рыбой, ракообразными и множеством различных личинок, так и на суше, где усиленно размножались членистоногие и в их числе первые насекомые. Не имея ни врагов, ни чуждых конкурентов, они испытали исключительно быструю эволюцию и дали начало множеству форм. Однако вышедшие из их среды более активные рептилии, перешедшие к размножению на суше, освободились от связи с водоемами, расселились еще шире и стали не только вытеснять, но и прямо истреблять беззащитных на суше и мало подвижных амфибий. Уже в перми, а в особенности в мезозое, рептилии заняли высшие места не только на суше, но отчасти и в воде и даже в воздухе. Наиболее активные хищники мезозоя, они вначале не имели ни врагов, ни конкурентов и их эволюция шла при свободном размножении с огромной скоростью и привела к чрезвычайно многообразию форм. Однако в этой быстрой эволюции, открывавшей широкие возможности для одних форм, крылась опасность для других. Дело не в том, что крупные хищные рептилии стали истреблять более мелких насекомоядных и растительноядных представителей того же класса, а в том, что в среде самих рептилий (как это было и среди амфибий) нарождались высшие типы организации, несшие гибель всем отставшим в своих организационных формах. Прежде всего, выделились птицы, выработавшие более совершенные приспособления к передвижению в воздухе, однако, кроме того, и более совершенные органы зрения и слуха, а также более высокую организацию головного мозга и средства ухода за потомством. Они полностью вытеснили летающих рептилий. Однако основная опасность для рептилий была в быстро развивающихся звероподобных формах, быстро передвигавшихся с помощью сильных конечностей, поднимавших тело высоко над поверхностью зем-

ли. Подобный способ передвижения установился и у некоторых других рептилий, которые стали успешно соревноваться с тероморфами и дали начало большому количеству различных более специализированных динозавров. Последние пошли именно по пути специализации и, в частности, по пути прогрессирующего гигантизма. О значении последнего можно только гадать. Однако, наиболее вероятным представляется, что это была одна из форм защиты от более мелких хищников и вместе с тем результат большой истребляемости детенышей, которая требовала для сохранения вида продления периода размножения.

Крупные териодонты не выдержали конкуренции, а быть может, стали прямо жертвой хищных динозавров. Однако **мелкие и подвижные** их представители с высоко развитыми органами чувств и совершенным мозгом не только избегали столкновений с динозаврами, но, вероятно, взялись за прямое истребление их яиц и молоди. Во всяком случае, в течение всего мезозоя шла непрерывная борьба за господство между динозаврами и млекопитающими. Эта борьба выражалась в различных формах, вела к разным приспособлениям, но в основном это было соревнование в формах поведения, наиболее гибкого у млекопитающих, и в темпах самой эволюции. Медленная смена поколений не способствовала прогрессивной эволюции крупных динозавров, а истребляемость их яиц и молоди, очевидно, не имела избирательного характера. Млекопитающие были представлены мелкими, подвижными и, вероятно, быстро размножавшимися формами, потенциально гораздо более пластичными. Все же они, очевидно, интенсивно истреблялись рептилиями и в течение мезозоя, с его ровными условиями существования, заметно не прогрессировали. Однако в мелу ухудшение климатических условий сразу поставило яйцекладущих рептилий в более тяжелое положение. Чаша весов склонилась в сторону живородящих млекопитающих.

Крупные рептилии, и в их числе все динозавры, быстро вымерли, а млекопитающие выдвинулись на первое место, быстро размножились и дали к третичному времени уже огромное богатство разнообразных форм. Эволюция млекопитающих пошла на грани мезозоя и кайнозоя с исключительной, совершенно беспрецедентной скоростью. Высшие представители позвоночных, занявшие командные высоты, обеспеченные питанием, не имеющие прямых врагов и обладающие средствами активной защиты своего потомства (живорождение, кормление и уход за молодью), оказались поразительно пластичными. Они дали в течение третичного времени множество разнообразных ветвей, занявших всевозможные экологические зоны и распространившихся не только на суше, но и в воде, и в воздухе.

С этой быстрой эволюцией прогрессивных ветвей животного царства, занявших высшие звенья в цепях питания, можно сопоставить

ставить медленную эволюцию и даже полный застой сильно истребляемых, массовых организмов. Диатомовые водоросли, радиолярии, фораминиферы, медузы, кольчатые черви, щетинкочелюстные известны еще с кембрия и притом в формах, во многом сходных с современными их представителями. Низшие ракообразные, основная пищевая база многих рыб, известны также с кембрия, причем некоторые из них весьма сходны с современными. Из наземных беспозвоночных роль кормовой базы очень многих позвоночных играют насекомые. Вначале, в девоне, они очень быстро завоевывали сушу. Позднее, когда у них появились враги — амфибии и рептилии, они развивали средства пассивной (хитиновые покровы) и активной защиты — они спасались прыжками, а затем и полетом. В течение палеозоя они успели дать начало почти всем современным отрядам. В перми развились формы с более твердым наружным покровом (жуки), а в мезозое возникли высшие формы (двукрылые, перепончатокрылые и чешуекрылые) с наиболее совершенным полетом, связанные в своей эволюции с высшей растительностью. В общем темп прогрессивной эволюции насекомых в мезозое уже замедлился, хотя они дали начало огромному многообразию различных форм.

Большую роль играет в эволюции сама активность организма. Насекомые, давшие, несмотря на значительную истребляемость, начало исключительному богатству форм, являются как раз наиболее активными беспозвоночными. Из морских беспозвоночных наиболее активны ныне процветающие высшие раки и особенно головоногие моллюски. Довольно активны также иглокожие. Все они представлены множеством разнообразных форм, хотя темпы их эволюции не выдерживают никакого сравнения с еще неизмеримо более активными позвоночными животными.

Пассивная жизнь в укрытиях и пассивные средства защиты всегда являются тормозом в процессе эволюции. Из простейших наиболее пассивны и вместе с тем защищены твердыми раковинами фораминиферы, которые поражают нас исключительной древностью своих форм. Среди них известны роды, живущие с кембрия (*Textularia*) или силура (*Nodosaria*) до настоящего времени. Самые распространенные формы современности — *Criostellaria* и *Globigerina* — известны еще с триаса. В высшей степени консервативны губки, гидрополипы и кораллы, большинство которых известно уже в палеозое. Исключительно консервативны мшанки и плеченогие (*Brachiopoda*). Некоторые роды (*Ceriodora* из мшанок, *Lingula*, *Discina*, *Crania*, *Rhynchonella* из плеченогих) живут почти без изменения с силура до настоящего времени. Моллюски ведут весьма пассивный образ жизни и хорошо защищены твердым скелетом. В палеозое известны не только представители современных отрядов и семейств, но и мно-

гие представители современных родов. Такие всем знакомые формы, как морское «блюдец» *Patella*, известна начиная с кембрия, род устриц *Ostrea* — с девона. Даже пресноводные *Unio* жили уже в триасе. Современные прудовики рода *Limnosa* известны с юры. В резком контрасте с этим стоит бурная эволюция наиболее активных моллюсков — головоногих (*Cephalopoda*). Начав с форм, защищенных раковинами (*Nautiloidea* и *Ammonoidea*), они затем преобразовали эту раковину во внутренний скелет (*Celmnioidea*) и, наконец, полностью от нее избавились. Приобрев, таким образом хорошую подвижность, они при высоком развитии органов чувств и центральной нервной системы, достигли высокого уровня организации и полностью процветают в виде современных осьминогов и сепий. Однако истребление молодежи рыбами и китообразными несомненно замедлило их дальнейшую эволюцию и заставляет их идти по пути продления периода размножения, что ведет к развитию гигантизма.

Влияние пассивных средств защиты, скрытой жизни в земле, в пещерах или даже ночного образа жизни всегда сказывается замедлением эволюции. Это видно на примере истории различных млекопитающих. Все архаичные формы млекопитающих, если они не живут в изолированных резерватах (Австралия), либо мало активны (ленивцы), либо обладают средствами пассивной защиты (броненосцы, панголин, тенрек *Centetes*), либо живут в земле (золотой крот *Chrysochloris*), либо ведут ночной образ жизни (тапиры, долгопят, лемуры).

Быстрая эволюция обеспечивается, как показано, наличием условий для размножения, т. е. наличием устойчивого источника жизненных средств, активностью в их добывании, в защите своей жизни и своего потомства, а также отсутствием истребляющих факторов значительной силы. Подобное значение имеет также отсутствие активных конкурентов. Межвидовая конкуренция может при заметной ее интенсивности стать не меньшим препятствием для размножения, чем наличие самых мощных хищников. Различие лишь в том, что избавиться от конкуренции легче, чем найти защиту от хищника. Даже небольшое пищевое расхождение может полностью прекратить конкуренцию. Между тем выработка средств защиты у жертвы обычно вызывает лишь усиление средств агрессии у хищника. Во всяком случае, при данных условиях устанавливается некоторый уровень равновесия между истребляемостью и размножаемостью, между численностью хищников и численностью организмов, служащих для них пищей. Эти соотношения регулируются в любом биоценозе, так как чрезмерное размножение хищников и истребление животных, которыми они питаются, подрывают основу их собственного существования и размножения. Условия для размножения хищников ухудшаются, их смертность (особенно молодежи) увеличивается и численность сокращается.

В каждую данную эпоху, при установившихся геофизических и экологических условиях, все места и экологические ниши оказываются занятыми и обычно нет повода для нарушения установившихся соотношений в биогеоценозах. Особенно это касается спокойных периодов с постоянными благоприятными условиями существования.

В случае геофизических и климатических изменений эти соотношения могут быстро измениться. Некоторые виды быстро вымирают и освобождают места, которые могут быть заселены другими организмами. При установлении связи между материками возможны значительные переселения организмов и вытеснение аборигенов более приспособленными иммигрантами. Возможно вторжение новых хищников, против которых местные формы оказываются совершенно незащищенными.

Во всех случаях захвата новых территорий с достаточными запасами жизненных средств, не имеющих ни опасных хищников, ни сильных конкурентов, создаются условия для быстрого размножения и следующей затем эволюции форм, заселивших эти территории. В качестве примера мы приведем историю расселения и эволюции основной ветви мышевидных грызунов — хомяков (*Cricetinae*) по Н. Воронцову. Хомяки развивались в первой половине третичного периода (в палеогене) только в Палеарктике. Отсюда они проникли в Северную Америку, а затем в конце третичного периода и в Африку. Развитие степей привело к значительному размножению мышевидных грызунов и к переходу некоторых из них от зернового к травоядному питанию. Так обособились подсемейства песчанок (*Gerbillinae*) и полевок (*Microtinae*). Последние вместе с другими прогрессивными грызунами (*Muridae*) заняли почти все экологические ниши. Хомяки застыли в Палеарктике на одном уровне организации, живя наряду с полевками и песчанками только в степных и полупустынных районах. Они стабилизировались в небольшой, но устойчивой численности вследствие хорошего переживания зимних условий (они запасаются кормами и впадают в спячку). В Северной Америке у хомяков было меньше конкурентов (были полевки и мешетчатые крысы). Они сильно размножились, дав начало многочисленным представителям *Peromyscus* и *Reithrodontomys*, которые замещают в Америке наших мышей. В верхнетретичное время (в плиоцене) установилась связь Сев. Америки с Южн. Америкой. Хомяки проникают туда и оказываются там единственными представителями мышевидных грызунов. Они занимают ниши мышей (*Eligmodontia*, *Hesperomys*), крыс (*Oryzomys*), древесных крыс (*Rhipidomys*), полевок (*Andiomys*, *Chinchilla*), песчанок (*Graomys*), рыбоядных хищников (*Ichthyomys*, *Daptomys*, *Rheomys*) и насекомоядных (*Oxymycteri*). Всего хомяки дали здесь начало более чем 40 родам за сравнительно короткое время, прошедшее с конца третичного периода. По-

добная же радиация форм при еще более быстром темпе эволюции произошла и на Мадагаскаре, куда хомяки проникли только в четвертичном периоде. Так как здесь других грызунов вообще не было, хомяки сильно размножились и дали в кратчайший срок широкую радиацию форм, сходных с полевками (*Brachyuromys*), крысами (*Nesomys*, *Gymnuromys*), тушканчиками (*Macrotrichomys*) и сонями (*Eliurus*). Эта быстрая эволюция определялась отсутствием конкурентов и обилием свободных экологических ниш, а также небольшим количеством хищников.

Озера тектонического происхождения открывают обычно сразу большие возможности заселения и размножения, которое может при известной степени изоляции привести к развитию сильно уклоняющихся эндемиков. Так, в восточноафриканских озерах, образовавшихся в четвертичном периоде, имеется целый ряд интересных моллюсков и множество своеобразных рыб. В наиболее древнем оз. Танганьика имеется около 80 эндемичных видов рыб сем. *Cichlidae* (*Chromidae*) и много других эндемиков. В оз. Ниас (*Nyasa*) свыше 100 эндемичных видов рыб рода *Haplochromis*, обнаруживающих значительное экологическое и морфологическое расхождение. И, кроме того, более 70 видов в 20 эндемичных родах *Cichlidae*. В более молодом оз. Виктория также уже много эндемичных *Cichlidae*. В оз. Эдуард размножились и дифференцировались пелагические карпоzubые (*Syrpinodontia*). Во всех озерах имеются различные самостоятельные виды или подвиды карповых рода *Engraulicypris*. В этих озерах произошла очень богатая радиация форм за сравнительно очень короткое время. Озера Виктория и Эдуард еще очень молоды (15—20 тыс. лет). Однако в озерах Альберт и Рудольф, которые лишь немногим моложе (около 12 тыс. лет), ничего подобного не произошло. Уортингтон (*Worthington*) объясняет это истребляющей деятельностью весьма активных хищников «нильского окуня» *Lates* и «рыбы-тигра» *Hydrocyon*. Между тем в озерах Танганьика, Виктория и Эдуард активных хищников нет (имеющаяся здесь двоякодышащая рыба *Protopterus* и местный сом *Clarias mossambicus* мало активны).

Оз. Байкал имеет также тектоническое происхождение, но более значительный возраст, чем упомянутые африканские озера. Его образование относится к третичному периоду, хотя в качестве глубоководного бассейна оно окончательно оформилось лишь в четвертичном периоде. Фауна оз. Байкал имеет несомненно длительную историю. В основном она сложилась в третичное время из элементов, проникших сюда, вероятно, из остатков среднеазиатского моря Тетис, а также из пресных вод Ангарского материка, на котором образовалась система больших озер. И в районе Байкала имелось несколько больших озер. Это могло привести к образованию ряда изолированных местных форм,

которые затем вселились в Байкал. Этим объясняется, что байкальские бычки имеют морское происхождение, некоторые байкальские гаммариды близки к каспийским, байкальская полихета *Manayunkia baicalensis* и бычок из байкальского рода *Limnoscottus* найдены и в озерах Ципа-Ципиканской системы в бассейне р. Лены, а моллюски из байкальских родов *Kobeltosochlea* и *Choanophthalmus* живут в оз. Косогол. Наконец, уже в четвертичном периоде в Байкал проникли, вероятно с Севера, по сибирским рекам тюлень (*Phoca sibirica*) и омуль (*Coregonus migratorius*). Это, однако, все только единичные формы. Несомненно, что в целом своеобразная фауна Байкала сформировалась на месте. Многообразие байкальских планарий (10—12 родов, содержащих около 80 эндемичных видов *Triclada*), несомненно, образовалось в самом Байкале. Частью они достигают огромной величины — до 30 см в длину и 4—5 см в ширину и блещут самыми разнообразными красками и сложными рисунками. Общее количество особей чрезвычайно велико. Все байкальские *Triclada* представляют единую группу близко родственных форм. В оз. Байкал образовалось также очень большое число эндемичных видов, родов и даже семейств кольчатых червей, моллюсков, равноногих ракообразных (*Isopoda*) и бокоплавов (*Amphipoda*), а также эндемичные семейства рыб. Весьма замечательны байкальские бокоплавы. Они представлены единственным семейством *Gammaridae*, насчитывающим, однако, здесь 37 родов и до 300 видов и подвидов (А. Я. Базикалова). Это около $\frac{1}{3}$ всех видов и более $\frac{1}{3}$ всех родов *Gammaridae* известных в пресных и морских водах всего земного шара (в пресных водах вне Байкала известно 32 рода). Байкальские *Gammaridae* необычайно разнообразны как по внешнему виду, так и по экологической характеристике. Среди них имеются и небольшие, ничем не защищенные формы и необычно вооруженные выростами мощного панциря, а также и настоящие гиганты. Имеются пелагические виды, однако огромное их большинство является обитателями дна. Имеются и специально глубинные (абиссальные) виды с редуцированными глазами, не встречающиеся на глубинах менее 500 м (виды *Ommatogammarus*, *Eulimnogammarus*, *Abissogammarus*, *Bathygammarus*, *Garjajewia*).

Большинство видов широко распространены по всему Байкалу, но обычно они приурочены к определенным грунтам. Различаются они и по роду питания (хищные, растительноядные, детритоядные), по подвижности и по образу жизни. Источниками происхождения всего многообразия являются очень немногие формы. Некоторая дифференциация могла начаться в системе озер байкальского района, однако основное видообразование и особенно выделение глубинных форм могло произойти только в самом Байкале уже в четвертичном периоде, когда произошло образование больших глубин (до 1740 м), которые послужили

основой своеобразного режима этого огромного озера. Температурный режим привел к почти полной изоляции озера экологическим барьером от окружающей его со всех сторон общесибирской пресноводной фауны. Последняя почти сплошь населяет устья рек, прибрежные озера и даже заливы и бухты, связанные с Байкалом более узкими протоками. Барьером являются температурные различия. В бухтах и озерах летом придонная температура воды достигает на глубине 3—5 метров 22—23°. В самом Байкале на тех же глубинах температура в середине лета едва поднимается ненадолго до 12—13°, но при усилении ветра даже у берега летом резко падает иногда до 4—5°. Низкие температуры Байкала не допускают созревания половых продуктов и нормального развития озерных и речных представителей сибирской фауны. В переходных зонах гибнут не только личинки и молодь, но даже взрослые животные. С другой стороны, байкальская фауна крайне stenothermna и совершенно не выносит нагревания воды. Единственный путь, по которому байкальские формы выносятся за пределы Байкала, это — р. Ангара, которая у истока имеет ту же температуру воды (М. М. Кожов).

В таком большом озере, как Байкал, конечно, возможно и территориальное обособление, в особенности при наличии глубоких впадин. Это, несомненно, повлияло на дифференциацию форм у планарий и моллюсков, но вряд ли имело большое значение для видообразования весьма подвижных гаммарид. В основном у гаммарид произошло экологическое расхождение и это расхождение продолжается и в настоящее время.

Из моллюсков интересно эндемичное семейство Baicaliidae (Gastropoda), представленное в Байкале двумя родами с 34 видами, различающимися по форме, величине и разнообразной структуре раковины в виде килей, ребер, бугорков и тончайшей исчерченности поверхности. Все эти виды произошли из немногих форм, населявших третичные водоемы, и, несомненно, дивергировали и в самом Байкале (М. М. Кожов).

Экологическое расхождение, несомненно, лежит в основе видообразования байкальских бычков. Никаких преград для их свободного передвижения нет, между тем в Байкале имеется 2 эндемичных семейства — Cottocomphoridae с 7 родами и Comphoridae с двумя видами рода Comphorus. Эти рыбы населяют весь Байкал, спускаясь до глубин в 1000 м и более. Наибольшее разнообразие форм наблюдается именно на глубинах более 100—200 м. Эта богатая радиация байкальских бычков объясняется неисчерпаемыми запасами пищевого материала, состоящего в основном из бокоплавов (параллельно этому шло и расхождение по биотопам, занятым бокоплавами), и отсутствием истребления со стороны хищников. В Байкале имеются, правда, и многие другие рыбы — все это, однако, совсем недавние иммигранты общесибирской фауны. Среди них имеются

хищники, уничтожающие в особенности личинок и мальков, но также и взрослых бычков. Однако все эти хищники держатся только на мелководье и здесь явно сокращают численность и многообразие мелководных видов бычков. Сильно истребляются лишь мелководные *Cottus kneri* и представители пелагического рода *Cottocomphorus*, которые как раз наименее изменчивы. Экологическое расообразование не прекратилось и в настоящее время. Оба вида *Cottocomphorus* распадаются на расы, отличающиеся сроками икрометания. Наиболее, однако, уклонились в своей эволюции голомянки (*Comphorus*), эти удивительные **живородящие**, совершенно прозрачные пелагические рыбы с огромными грудными плавниками. Так как бычки питаются гаммаридами, то их эволюция протекала параллельно. Донные формы бычков распределяются по грунтам соответственно распределению различных гаммарид. Выделение нектобентических и пелагических гаммарид привело и к образованию пелагических бычков (*Cottocomphorus*). Наиболее специализированная пелагическая форма — голомянка (*Comphorus*) является резким стенофагом и питается только наиболее специализированной пелагической формой бокоплавов — *Macrohectopus* (Д. Н. Талиев).

Лососевые рыбы рода *Coregonus*, — несомненно, недавние вселенцы в оз. Байкал. Однако эндемичный омуль *Coregonus migratorius* распадается по меньшей мере на 3 расы, мечущие икру в устьях разных рек, впадающих в Байкал. Обыкновенный сиг *Coregonus lawareti* образует также ряд рас, отличающихся местами и временем нереста — некоторые расы нерестуются в самом озере, другие — в реках. Хариус *Thymallus arcticus* образует также особые байкальские расы. Во всех этих случаях видообразование и эволюция шли очень быстро, однако эта скорость все же не может быть точно учтена. Замечательный пример исключительно быстрой «эксплозивной» эволюции дают эндемичные рыбы оз. Ланао (Lanao) на о-ве Минданао (Mindanao, южные Филиппины). Это озеро имеет вулканическое происхождение и его возраст исчисляется геологами примерно в 10 000 лет. Заселяющие его рыбы имеют, несомненно, местное происхождение от одного широко распространенного вида *Barbus binotatus*, который распадается на ряд рас, живущих в разных реках на низменностях острова. Два—три очень близких вида живут в озере и во впадающих в него ручьях. В самом озере имеется не менее 18 эндемичных видов. Из них 13 относятся к роду *Puntius* (очень близкому к *Barbus*), а 5 остальных — к четырем родам *Mandibulacra*, *Ospatulus*, *Spratellucypris*, *Cephalokompsus*, имеющим явно такое же происхождение, но сильно уклонившимся от исходного рода. В особенности велико расхождение по строению нижней челюсти. Масштаб этих изменений выходит за пределы того, что известно во всем обширном семействе Cyprinidae. Таким образом, в благоприятных условиях размножения и эко-

логического распределения за такой короткий срок, как 10 000 лет возможно развитие особенностей, приближающихся по своему масштабу к различиям между семействами (A. W. Heger, G. S. Myers).

Подобные же благоприятные условия встречаются иногда иммигранты, попадающие на более крупные острова вулканического происхождения. Для океанических островов характерна вообще случайность заноса организмов и поэтому их фауна обычно крайне бедна, хотя иногда на них имеются благоприятные условия для жизни и размножения. Примером таких островов как раз являются знаменитые Галапагосские острова, изученные Дарвином. Здесь оказалось очень много эндемиков, из которых особое внимание привлекают многообразные формы выюрков эндемичного подсемейства *Geospizinae*. Таково же положение еще более богатой и своеобразной фауны Гавайских островов. Здесь образовалось огромное число видов улиток сем. *Achatinellidae* (около 300 видов), множество эндемичных долгоносиков рода *Protherinus* (150 видов), клопов и многих других насекомых, а также замечательные птицы — цветочницы сем. *Drepanididae*. Последние произошли, по-видимому, от выюрков, близких к обыкновенному щеглу (*Carduelis*), и дали начало необычайному разнообразию форм (не менее 18 родов), приспособленных к разному образу жизни и разному питанию — от зерноядных и даже орехоядных до насекомоядных (включая дятлообразные формы). Имеются и формы, питающиеся нектаром. Эти острова имеют очень длительную историю и были заселены случайными иммигрантами.

Однако и европейские острова, которые сравнительно недавно утратили связь с материком и его фауной, все же послужили местом образования многих новых видов и подвидов. В этом случае мы подходим ближе и к другому вопросу — о роли изоляции в эволюции и видообразовании.

Мы раньше отметили значение больших пространств с разнообразными и изменчивыми условиями для быстрой эволюции. Теперь мы должны подчеркнуть, что изоляция на малых пространствах, в особенности при однообразных и устойчивых условиях существования, не способствует прогрессивной эволюции. На давно изолированных материках и особенно островах вся флора и вся фауна характеризуются общей отсталостью и иногда даже архаичностью населяющих их организмов. Вспомним оригинальных и примитивных птиц Южн. Америки — тинаму, гоацина и страуса, сумчатых крыс (*Didelphys*) и *Caenolestes*, броненосцев и ленивцев, пекари, тапира и лам и, наконец, широконосых обезьян Нового Света. Австралия, которая была еще более изолирована, оказалась в роли настоящего резервата архаических форм млекопитающих: клоачные ехидна и утконос, большое разнообразие сумчатых, австралийский страус эму, ка-

зуар и «мезозойская» двоякодышащая рыба *Ceratodus* — вот неполный перечень форм, сохранивших общие признаки организации мезозойских животных. К этому следует добавить и полное отсутствие плацентарных млекопитающих (за исключением летучих мышей и животных, введенных человеком). В Новой Зеландии сохранилась совершенно архаическая ящерообразная *Hatteria*. О-в Мадагаскар, не так давно отделившийся от африканского материка, характеризуется также весьма отсталой фауной: здесь сохранились примитивнейшие насекомоядные — тенреки (*Centetes*), относительно примитивные хищники — виверры и полуобезьяны — лемуры и долгопят (*Tarsius*). Вместе с тем на Мадагаскаре отсутствуют высшие копытные и крупные хищники Африки. Условия существования здесь однако очень благоприятны и довольно разнообразны, и это привело к богатейшей радиации некоторых форм, в особенности — хамелеонов и лемуру (о хомьяках мы уже говорили).

Как мы уже видели, общая отсталость живого населения изолированных территорий, т. е. медленность эволюции, вовсе не исключает видообразования и дивергенции форм. Наоборот, условия жизни на островах, как и все формы изоляции вообще, способствуют именно образованию локальных форм — подвидов, видов, родов, а иногда, при благоприятных условиях и длительной изоляции, и семейств (*Geospizinae* Галапагосских островов, *Achatinellidae* и *Drepanididae* — Гавайских). Однако никогда на островах не зарождались принципиально новые формы организации, которые можно было бы считать выражением существенного общего прогресса. Вместе с тем видообразовательное значение изоляции как раз лучше всего демонстрируется при сопоставлении островных видов и подвидов.

Скорость видообразования иногда может быть оценена и в единицах астрономического времени. Как мы уже видели, в оз. Ланао за 10 000 лет произошло образование новых родов рыб сем. *Syngnidae*. Многие европейские острова, отделившиеся лишь в послеледниковое время, имеют уже свои эндемичные виды и подвиды животных. Интересны в этом отношении ящерицы Адриатических островов у далматского побережья Югославии, изученные *Kramer* и *Mertens*, а в новейшее время *Radovanovic*. Эти острова образовались в результате опускания суши, соединявшей Апеннинский полуостров с Балканским. Поэтому они населены обычной в Югославии *Lacerta melisellensis* и итальянской *L. siculi*. Обособление островов происходило в течение последних тысячелетий, а некоторые из них отделились только на протяжении последних столетий. И все же на этих островах Адриатики уже образовалось много подвидов, рас и популяций, ясно различающихся по окраске, по величине, по относительной длине хвоста, по числу спинных чешуй, числу бедренных пор и т. п. При этом оказалось, что на малых островах

расообразование шло даже значительно быстрее, чем на крупных. Скорость видообразования определялась здесь не только изоляцией. Она поддерживалась также отсутствием врагов и интенсивной внутривидовой конкуренцией при ограниченности пищевых ресурсов (Radovanović).

Известны примеры и еще более быстрого образования довольно заметных отличий. Сиги Боденского озера, пересаженные в Лаахово озеро, хорошо размножились и за 40 лет, т. е. за 7 поколений заметно изменились (число жаберных тычинок удвоилось и увеличилась их относительная длина).

Значение изоляции особенно ясно проявляется у мало подвижных животных и классическим объектом его изучения являются наземные улитки, которые нередко образуют многочисленные локальные формы. В этом случае, особенно при изоляции на небольших пространствах, речь идет, однако, в основном о фиксации генетических особенностей исходных особей и о приспособлении данной популяции к чисто местным условиям существования. Эволюция большого масштаба всегда требует больших пространств и многообразия условий существования.

Рассмотрев в отдельности роль экологических факторов и в частности значение биоценотических соотношений для эволюции и видообразования, мы видим их сложную взаимосвязь. Общая картина все же ясна. Максимальные темпы эволюции определяются всегда не одним каким-либо фактором, а оптимальным сочетанием целого ряда факторов. Наличие таких сочетаний дает объяснение явлениям, которые на первый взгляд кажутся парадоксальными.

Казалось бы, условия тропического климата с интенсивной солнечной радиацией, высокой влажностью и круглогодичной вегетацией особенно благоприятны не только для жизни и размножения, но и для быстрой эволюции растительного, а следовательно и животного населения. Между тем как флора, так и фауна тропиков, хотя и поражают своим обилием и разнообразием, являются по существу консервативными. Именно здесь сохранились многие наиболее примитивные растения и животные, производящие впечатление «живых ископаемых». Это касается, однако, не только отдельных представителей, которые быть может лишь сохранились, т. е. выжили в благоприятных условиях существования. Это характеризует действительно всю фауну и всю флору тропиков при их сравнении с флорой и фауной континентальных областей средних широт. Это объясняется некоторыми неблагоприятными для тропиков сочетаниями. Хотя в тропиках и наблюдается необычайное разнообразие видов, но каждый вид представлен небольшим числом особей. Поэтому внутривидовое соревнование в овладении жизненными средствами не играет большой роли. Наоборот, очень большое значение имеет межвидовая конкуренция, а также прямое истребление мно-

гочисленными хищниками и гибель от паразитарных инвазий и болезней. Сочетание этих неблагоприятных факторов — малой напряженности внутривидового соревнования, интенсивной межвидовой конкуренции и прямого истребления, а также малочисленности популяций ведет к значительному снижению темпов прогрессивной эволюции (но не видообразования!). Кроме этого, общее постоянство условий существования, почти не менявшееся в экваториальных областях на протяжении целых эпох, также способствовало лишь дифференциации и специализации форм соответственно многочисленным экологическим нишам, а не общей прогрессивной эволюции.

С другой стороны, в умеренном и континентальном климатах имеется благоприятное сочетание обеспеченности жизненными средствами и относительно малого влияния хищников, паразитов и межвидовой конкуренции. Первое обусловлено достаточно интенсивной солнечной радиацией в весенне-летнее время и, следовательно, богатым растительным покровом, обеспечивающим питание и размножение животных. Второе определяется суровыми климатическими условиями с холодными зимами. Это ограничивает возможность заселения стран умеренного климата лишь немногими наиболее выносливыми видами. Поэтому видовое разнообразие здесь невелико, но зато каждый вид представлен относительно большим числом особей. Внутривидовое соревнование как основная движущая сила эволюции достигает здесь высокой напряженности. Большая величина популяций и их широкое распространение на больших пространствах с разнообразными местными условиями, а нередко и вынужденные миграции дополняют это благоприятное для эволюции сочетание. Кроме этого, вековые геофизические преобразования, приводившие как раз в средних широтах к значительным изменениям в климатах, вызывали также перераспределение растительного и животного населения. Это были большие пертурбации, которые приводили, с одной стороны, к вымиранию многих форм, но, с другой стороны, и к прогрессивной эволюции и распространению более устойчивых представителей флоры и фауны.

Благоприятные для эволюции сочетания создавались издавна и человеком для сельскохозяйственных культур. Кроме бессознательного вначале искусственного отбора, их прогрессу способствовал и естественный отбор в условиях снабжения жизненными средствами (обработка почвы, кормление), — с одной стороны, и борьбы с вредителями и конкурентами, — с другой. Практика одновидовых насаждений приводила к тому, что конкуренция ограничивалась внутривидовыми соотношениями. Борьба с засоряющими растениями и вредителями не могла, однако, быть совершенной. Поэтому для некоторых сорняков и вредителей создавались благоприятные условия приспособления к культурным посевам и они иногда претерпевали быструю эволюцию.

Резюмируя сказанное об экологических и биоценологических соотношениях как факторах эволюции, мы отмечаем еще раз условия, определяющие максимальные ее скорости. Основным является наличие достаточно устойчивой кормовой базы и других условий, допускающих возможность размножения, т. е. отсутствие острой межвидовой конкуренции и истребления хищниками и паразитами. Разбивка на достаточно многочисленные полуизолированные популяции с систематическим обменом мигрантами или колебания численности создают дальнейшие условия для возможности быстрой эволюции. Существенным фактором является также многообразие условий существования на больших пространствах, а также изменение этих условий и во времени. Главное значение всех рассмотренных факторов в том, что они определяют достаточную изменчивость, допускают возможность размножения и достижения известной плотности населения, при которой возможно наиболее эффективное внутривидовое соревнование особей.

Этим рассмотрением мы, следовательно, подошли вплотную к вопросу о значении дарвиновских факторов — внутривидового соревнования и его проявлений в виде избирательной элиминации и естественного отбора, т. е. к вопросу о значении внутренних движущих сил вида как эволюирующей системы. Вследствие геометрической прогрессии размножения, по Дарвину, даже медленно размножающиеся организмы должны быстро достигнуть максимальной плотности населения, допускаемой продуцируемым в данном биогеоценозе количеством жизненных средств. Конечно, это лишь в том случае, если размножение данного вида организмов не ограничивается истребляющими факторами, нарастающими вместе с ростом населения (хищники, паразиты, болезни). С увеличением плотности населения достигает большей напряженности активное соревнование особей в добывании жизненных средств. С другой стороны, с ростом численности хищников и паразитов возрастает значение пассивного соревнования в средствах защиты от истребляющих факторов. Формы и интенсивность соревнования и элиминации и определяют основные направления эволюции и ее скорость. В первом случае они ведут к возрастанию активности организма и ускорению темпов прогрессивной эволюции. Во втором случае соревнование и элиминация ведут к развитию средств защиты, часто к снижению активности, к использованию укрытий или к ночному образу жизни, нередко к увеличению плодовитости, к раннему созреванию, недоразвитию, измельчанию. Большая истребляемость не может вывести организм на путь прогрессивной эволюции. Переходя к внутривидовым факторам, определяющим темп эволюции, мы должны отметить, кроме напряженности соревнования, определяющего скорость естественного отбора, еще

и значение наследственной изменчивости, а также наличие вариантов, имеющих положительное отборное значение.

В природной обстановке генетическое многообразие форм внутри данной популяции и всего вида в целом всегда поддерживается разнообразием используемых им биотопов и колебаниями в условиях существования. В этом именно и состоит положительное значение рассмотренных геофизических и экологических факторов. В переменчивых условиях существования большую роль играет динамичность структуры популяции, которая позволяет хотя бы части популяции пережить любые неблагоприятные изменения. Вместе с тем она дает возможность быстро перестроиться, если такие изменения приобретают длительный характер.

Мы видели, что быстрая эволюция возможна лишь при наличии условий для успешного размножения (т. е. пищевой базы, отсутствия конкурентов и истребляющих факторов большой силы). В этом случае размножение ведет к достижению известной плотности населения, при которой более ясно проявляется соревнование особей в их борьбе за жизненные средства. Для альтернативных вариантов напряженность соревнования достигает максимума при равенстве их концентраций. Для гетерозиготы, имеющей одинаковые преимущества перед обоими гомозиготами, напряженность соревнования с ними достигает максимума при 50%, т. е. при максимальной ее концентрации. Эти концентрации являются оптимальными и для возможной скорости отбора (при небольшом коэффициенте селекции). Последняя определяется, однако, прежде всего, величиной селекционного преимущества. Чем выше последнее, тем больше скорость отбора даже на малых концентрациях (в особенности при доминировании).

Селекционное преимущество, его величина, а следовательно и скорость естественного отбора, являются, однако, величинами переменными, так как зависят от положения организма (популяции) во внешней среде, а следовательно и от переменчивых факторов этой среды. Отдельные популяции попадают в различные локальные условия. Естественный отбор получает различное направление, и это ведет к установлению генетических различий между популяциями. Однако отсутствие полной изоляции и обмен мигрантами не только способствуют поддержанию генетического многообразия, но могут привести и к распространению ценных комбинаций, зафиксированных в некоторых локальных условиях. Положительное значение имеют также колебания численности популяций. Однако, если осуществляется захват новых территорий со свободными экологическими нишами, то это ставит организм, как мы видели, в особенно благоприятное положение, сочетая возможности значительного размножения со сменой факторов внешней среды.

Большое значение для прогрессивной эволюции имеют и изменения во времени, как случайные, так и периодические. Все они ставят организм каждый раз в новое положение, ведут к изменению генетической структуры популяции и тем самым поддерживают ее многообразие и эволюционную пластичность. Постоянная смена условий дает всегда преимущества более стабильной организации, оснащенной системой регуляторных механизмов. Вместе с тем развитие регуляторных механизмов дает все условия для дальнейшего усложнения генетической структуры популяции и ускорения темпов эволюции.

Наконец, нельзя не отметить, что способность к приспособительному реагированию развивающихся особей на изменения в факторах внешней среды также играет положительную роль в процессах эволюции. Эта способность к индивидуальным приспособительным изменениям (модификациям), конечно, сама приобретает в процессе эволюции в результате естественного отбора наиболее благоприятных форм реагирования. Однако, если такие формы реагирования выработались, то они могут приобрести большое значение в дальнейшей эволюции организма. Как и другие регуляторные механизмы, они, прежде всего, допускают накопление большого числа мутаций в скрытом виде. Во-вторых, способность к приспособительным модификациям допускает непосредственное расселение организма в новых биотопах, если условия жизни в них укладываются в пределы норм приспособительного реагирования. Специально у животных большое значение приобретают формы легко обратимого физиологического реагирования, которые, в частности, проявляются в виде приспособительного поведения. Они, в свою очередь, способствуют процветанию вида и его дальнейшей прогрессивной эволюции. Рассмотрение факторов, определяющих формы и скорость эволюции, показало нам не только их сложность, но и изменение их значения при достижении разных уровней организации. В процессе самой эволюции возникают новые факторы, приобретающие все большее значение. Они ведут к усложнению, но вместе с тем и самоускорению эволюции у высших форм организации.

Особое значение имеет при этом интеграция наследственной структуры особи, интеграция механизмов индивидуального развития, ведущие к максимальной стабильности фенотипа особи в переменчивых условиях существования, и интеграция генетической системы популяции, ведущая к максимальной ее эволюционной пластичности (мобильности). Известное значение имеет и надиндивидуальная интеграция в стадах и колониях. Однако наибольшее значение имеет надпопуляционная интеграция в системе вида в целом. Она ведет при межгрупповом соревновании в темпах эволюции к отбору механизмов, обеспечивающих максимально возможные их скорости.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕГУЛЯЦИИ

Устойчивость онтогенеза, ведущего к формированию нормальной организации, определяется в основном сложной системой взаимозависимостей, которые имеют более или менее регуляторный характер. Сущность регуляторных механизмов еще не достаточно изучена. В настоящее время можно охарактеризовать действие механизмов, обеспечивающих развитие нормальных соотношений при уклоняющихся факторах среды, лишь в самой общей форме.

Под регулированием вообще понимают действия, направленные на поддержание системы в требуемом состоянии. В частности, понятие регуляции включает поддержание заданного, необходимого или подходящего движения, его направления и скорости (течения, передачи энергии, химических реакций и т. п.), поддержание заданных соотношений в этом движении и поддержание стационарного состояния и соотношений, установившихся в результате движения (т. е. поддержание подвижного равновесия). Все эти явления могут быть взаимосвязаны. Способы регулирования можно разграничить по устройству соответствующих механизмов и применяемым при этом средствам.

В технике есть регулирующие механизмы разной сложности:

1) простое регулирование по заданной программе; 2) прямое регулирование с учетом факторов, вызывающих отклонение от программы, и 3) регулирование по замкнутому циклу с обратной связью, т. е. с проверкой результатов регулирования по сравнению с заданной программой и внесением соответствующих поправок. Последняя, высшая форма регулирования включает и первые два механизма, т. е. программное регулирование и регулирование соответственно наличию возмущающих влияний.

В онтогенетических процессах можно установить наличие тех же принципов регулирования, какие применяются и в технике: 1) развитие по программе заданной наследственным материалом, т. е. внутренними факторами развития, 2) развитие соответственно положению во внешней среде, т. е. в зависимости от внешних факторов, и 3) регуляция в собственном смысле, т. е. выправление уклонений и восстановление «нормальных» соотношений при их нарушениях. Последнее возможно лишь через посредство замкнутого цикла зависимостей, т. е. при наличии обратной связи между развивающейся частью и наследственной основой норм реагирования.

Регулирование с обратной связью может быть сравнительно простым в пределах одной частной системы, но может достигать и большой сложности во взаимодействующих системах со взаимным контролем результатов. Формы взаимодействия могут быть также различными. Частные системы могут в своем взаимодей-

ствии оказывать стимулирующее влияние друг на друга. Это ведет к согласованному последовательному развитию этих частей (положительная обратная связь). Возможно, однако, и такое соотношение, когда одна часть оказывает на другую стимулирующее воздействие, а вторая часть на первую — задерживающее (отрицательная обратная связь). Это ведет к установлению стационарного состояния.

Цикл регуляции с обратной связью может быть соединен с другим подобным циклом, контролирующим и выправляющим работу первого. Такое регулирующее устройство называется самонастраивающимся. Большое значение для регуляции соотношений имеет также возможность противоположного воздействия на один и тот же процесс — возбуждение и торможение. В биологических системах противоположные воздействия передаются обычно по разным каналам (по различным нервам или от разных органов внутренней секреции или, во всяком случае, разными физическими или химическими средствами).

В сформированном зачатке и в дифференцированном организме в целом наличие таких взаимозависимостей ведет к поддержанию системы на некотором уровне равновесия, т. е. к стабилизации известных соотношений.

Программное регулирование детерминировано унаследованной нормой реагирования в определенных условиях. Оно осуществляется в пределах этой нормы в некоторых модификациях, определяемых обычными изменениями во внешних факторах (прямое регулирование). Однако при кратковременных или необычных отклонениях во внешних факторах и даже во внутренних факторах развития (т. е. в самой программе) возможно все же нормальное формообразование вследствие наличия защитных механизмов в виде пороговых уровней нормальной реактивности тканей и запаса реагирующего материала. Реакция наступает лишь в том случае, если специфический раздражитель достигает известного минимального уровня интенсивности и, начавшись, протекает до конца за счет внутренних запасов реагирующего материала. Нормальный результат обеспечивается и при известных нарушениях соотношений вследствие наличия избыточного количества реагирующих веществ. За счет последних происходит компенсация возможных дефектов. Примером такого действия физиологических механизмов может служить поддержание активной реакции крови на постоянном уровне за счет ее забуференности. В онтогенетических системах поддержание нормального фенотипа при обычных мутациях осуществляется за счет доминирования нормы. В этом случае развитие нормы обеспечивается наличием двойной дозы данного гена в гомозиготе и блоком полигенов или комплексом модификаторов в гетерозиготе. При изменении одного гена его аллеломорф или сам по себе, или в соединении с комплексом модификаторов оказы-

вается достаточным для осуществления нормы. Весьма надежную защиту дают полигенные системы, обладающие «запасом» в виде целой серии генов со сходным действием. В морфогенетических системах обычно даже значительно уменьшенная доза индуктора вызывает полноценную реакцию. Точно так же материал, способный к специфической реакции (например, линзообразования), всегда намного превышает то количество, которое используется в нормальном формообразовании. Во всех этих случаях имеется некоторый запас материала, который может компенсировать дефекты, возникающие под влиянием тех или иных нарушений, и обеспечить, таким образом, развитие нормы.

Компенсация достигается нередко и избыточной организацией самой формообразовательной системы. Обычно детерминация и формообразование определяются не одним каким-либо взаимодействием (индукцией), а более сложными взаимовлияниями. В механике развития некоторые такие явления известны под названиями «двойного» и «множественного» обеспечения.

Таким образом, наличие двойной дозы гена, полигенной обусловленности, наличие избытка индуцирующего и реагирующего материала и, наконец, множественной обусловленности формообразовательных реакций, все это оказывается средствами, защищающими нормальное течение онтогенеза от возможных нарушений под влиянием изменений во внешних и внутренних факторах. Такие защитные механизмы, основанные на компенсации за счет имеющихся запасов, можно также называть регуляторными механизмами в широком смысле, так как они делают программное регулирование более надежным. Более совершенная регуляция возможна за счет соответствующей организации формообразовательной системы, которая автоматически перестраивается при изменении какой-либо ее части.

Элементарный регуляторный механизм осуществляется в простых зачатках с полярной организацией, характеризующейся количественными различиями в определенном направлении, т. е. наличием известного «градиента» в распределении веществ и в интенсивности метаболизма. Материальные дефекты в таких зачатках не нарушают градиента и они при общем уменьшении объема сохраняют свою целостность, обеспечивающую наступление нормальных дифференцировок на разных уровнях градиента. Более сложные формообразовательные системы состоят из нескольких таких зачатков, вступающих в контакт между собой. В этом случае гармоническое сочетание частей обеспечивается на счет их взаимодействия, определяющего детерминацию структур и дальнейший морфогенез. Небольшие сдвиги во времени наступления контакта, во времени «созревания» компонентов взаимодействующей системы и некоторые смещения в их положении не нарушают нормального течения формообразовательной реакции.

Сложные регуляторные механизмы построены в организмах всегда по типу замкнутого цикла с обратной связью. Они наблюдаются как в физиологических регуляциях, так и в морфологических процессах. Есть много примеров физиологической регуляции. Мышечное сокращение определяется возбуждением двигательного нервного центра и контролируется рецепторами в самой мышце, от которых возбуждение передается на чувствующий, а оттуда вновь на двигательный нервный центр. Терморегуляция у млекопитающих осуществляется через посредство подобного же (хотя и более сложного) цикла. В качестве основы морфогенетической регуляции у растений можно привести общую схему. Корневая система обеспечивает минеральное питание и через это определяет развитие листьев и размеры ассимилирующей их поверхности. Ассимиляция в листьях определяет рост корневой системы. В эмбриогенезе позвоночных крыша первичной кишки определяет в месте своего контакта с эктодермой развитие нервной пластинки. Последняя определяет дифференцировку хорды и мезодермы в крыше первичной кишки. Глазной бокал вызывает на месте контакта с эктодермой образование хрусталика. Хрусталик определяет дифференцировку сетчатки. Эти примеры морфогенетических регуляций показывают взаимную стимуляцию зависимых процессов, ведущую к прогрессивному развитию всей системы. Возможны, однако, и взаимодействия с обратной направленностью. Так, например, функция семенников стимулирует у петухов развитие гребня, а развитие гребня тормозит дальнейшее развитие семенников. Задержка в развитии семенников вызывает прекращение роста гребня. Если удалить гребень — усилится рост желез. Если удалить половые железы — редуцируется гребень (М. М. Завадовский). Как уже сказано, такие взаимодействия ведут к поддержанию подвижного равновесия между взаимодействующими системами (стабилизация соотношений). Эти системы взаимного контроля и регуляции соотношений в развивающемся организме еще недостаточно изучены. Однако не подлежит сомнению, что явления авторегуляции характерны для всех жизненных проявлений вообще, а в частности имеют большое значение и в индивидуальном развитии организмов. В процессе эволюции, с усложнением организации меняются, усложняются и совершенствуются и регуляторные механизмы. Вместе с защитными механизмами (характера компенсации) они обеспечивают развитие нормы при наличии отклонений во внешних или внутренних факторах. Обычные, небольшие колебания в факторах среды, а также малые мутации не проявляются как либо на формообразовании (во всяком случае, в существенных признаках). Индивидуальное развитие нормы приобретает максимальную устойчивость, но вместе и известную приспособляемость к изменениям факторов внешней среды.

СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР

Способность реагировать, т. е. изменяться, является основной характеристикой жизни. Однако в организмах эта изменчивость всегда ограничивается известными пределами и вводится в определенное русло преимущественно приспособительных реакций. Организмы оказываются в некоторых существенных отношениях весьма стабильными как в индивидуальной жизни, так и в передаче специфических черт организации своему потомству. Под стабильностью понимается при этом не неизменность, а способность удерживать или восстанавливать нормальные для данных условий строение и функции. Эта способность определяется наличием сложных механизмов, противодействующих многим влияниям, которые могли бы нарушить нормальную жизнедеятельность. Стабильность организмов достигается: 1) химической структурой и сложной системой связей в хромосомах клеточных ядер, 2) диплоидностью хромосом и доминированием нормальных генов по всем существенным признакам и 3) известной автономностью, сложной системой корреляций и регуляторным характером механизма индивидуального развития. Эта стабильность является лишь относительной и допускает возможность изменения в любой из указанных систем. Ясно, что должен существовать некоторый механизм, создающий эту относительную стабильность и поддерживающий ее на определенном оптимальном уровне.

Стабильность живых существ, несомненно, создавалась вместе с их организацией и менялась, развивалась в течение их эволюции. Материальной базой эволюции являются изменения в системе наследственных структур клетки, т. е. мутации. Любая мутация характеризуется своими нормами реакций. Мутации различаются, между прочим, также зависимостью своего выражения от тех или иных факторов, а следовательно, и степенью своей устойчивости по отношению к внутренним и внешним влияниям. Поэтому мы видим в мутациях ту основу, на которой строится и эволюция механизмов, поддерживающих относительную стабильность организации. Мутационная изменчивость не имеет, однако, своей направленности. Последняя вносится действием естественного отбора, т. е. определяется дифференциальной смертностью и дифференциальным размножением.

Естественный отбор может приобретать различные формы и приводить к различным результатам. Я предложил различать две основные формы естественного отбора: движущую или веду-

щую форму отбора, идущую на основе селекционного преимущества (в данных условиях) некоторых уклонений, и стабилизирующую форму отбора, идущую на основе селекционного преимущества установившейся нормы перед всеми от нее уклонениями. Первая представляет классическую дарвиновскую форму отбора, ведущую (при меняющихся условиях существования) к созданию новых адаптаций, к преобразованию строения и функций живых существ и к созданию новых типов организации. Вторая, хотя и включается в дарвиновские представления о консервирующей роли отбора (при установившихся условиях существования), ведет все же к очень важным преобразованиям, которые не отмечались ни Дарвином, ни позднейшими исследователями. Лишь недавно на прогрессивную роль естественного отбора было обращено внимание в ряде моих работ [1939, 1941; 1945, 1946; и др.] и в работах Уоддингтона [1942, 1952, 1953]. В вопросе о генетической стабильности форм большое значение имели работы Н. J. Muller'a. В последнее время этому уделил большое внимание и K. Mather.

Действительное значение стабилизирующего отбора ясно выступает лишь в том случае, если мы учитываем генезис элиминируемых уклонений от нормы. Эти уклонения могут быть мутациями с ясным фенотипическим выражением. Их элиминация ведет к уменьшению изменчивости, т. е. к «нормализации» (Waddington) популяции. На этом вполне понятном результате действия стабилизирующего отбора я не останавливаюсь. Уклонения от нормы могут быть обусловлены, однако, и действием внешних факторов, т. е. могут быть модификациями. Если эти модификации неблагоприятны, т. е. не адекватны, данным условиям существования, то они подлежат элиминации точно так же, как и неблагоприятные наследственные уклонения. Большинство широко известных модификаций являются приспособительными изменениями в пределах унаследованной нормы реакций и поэтому способствуют переживанию модифицированных особей. Однако нередко организм реагирует в новых для него условиях неблагоприятными реакциями или реагирует, хотя и адекватно, но на случайные, кратковременные изменения внешних факторов. Такие реакции оказываются неблагоприятными при восстановлении нормальных условий среды. Выражение различных мутаций также определяется факторами внешней среды. Эти «элементарные» модификации обычно также неблагоприятны для их обладателей. Все такие «неудачно» модифицированные особи подвергаются усиленной элиминации. Селекционные преимущества будут на стороне особей с более узкой нормой реакций, которые не реагируют на случайные и кратковременные уклонения во внешних факторах. Таким образом поддерживается жизнь и размножение более стабильных особей. Эта стабильность может быть обусловлена сложной системой связей в наследственном

аппарате и в механизме индивидуального развития. Она достигается также прогрессивным развитием регуляторных механизмов, защищающих развитие нормы (а также ее адаптивных модификаций в определенных условиях). Некоторая автономность, т. е. практическая независимость развития от изменений во внешних факторах, является, таким образом, вторым результатом действия стабилизирующей формы отбора (что я и называл стабилизацией индивидуального развития).

Стабилизации подлежат все признаки организации, имеющие в данных условиях существования положительное значение. Это означает, что и те модификации, которые при данных условиях и в данную эпоху приобрели значение постоянной адаптации, должны стабилизироваться, т. е. войти в состав «нормы», а те модификации, которые утратили свое значение в новых условиях, должны дезинтегрироваться и выпасть из нормы реакций организма. В результате получается кажущееся наследственное фиксирование конкретной модификации, как будто возникшей под влиянием внешних факторов. В действительности произошла лишь смена факторов развития адаптивного признака, который уже раньше входил в унаследованную норму реакций.

Любая адаптивная модификация является выражением нормы реакций, прошедшей длинный путь исторического развития в меняющихся условиях существования. Она связана с выработкой «каналов», по которым идет развитие той или иной модификации (Waddington говорит о «канализации» развития). Внешний фактор вызывает лишь переключение развития в один из существующих каналов. Стабилизирующий отбор связан, между прочим, с элиминацией «неудачных» модификаций, явившихся результатом преждевременных реакций на случайные, преходящие изменения во внешних факторах. Это ведет к замене в процессе эволюции таких форм реагирования более «надежными» ответами на сопутствующие более устойчивые раздражения. Создается смена факторов развития. Мало устойчивый раздражитель (температура, влажность) заменяется более устойчивым (средняя интенсивность света, длина светового дня). Внешний раздражитель заменяется внутренним (например, гормональным). Все эти изменения связаны, конечно, с наследственным изменением нормы реакций.

Таким образом, под влиянием стабилизирующей формы естественного отбора падает детерминирующее значение внешних факторов индивидуального развития и возрастает значение внутренних, наследственных факторов. Создаются все более автономные механизмы развития, нормальное течение которых обеспечивается многочисленными защитными механизмами. Это вовсе не значит, что индивидуальная приспособляемость организма теряет свое значение. Она приобретает лишь новые формы — она

преобразуется, дифференцируется и переносится на более поздние стадии развития.

Критика указывала, что под стабилизирующим отбором я понимаю весьма различные явления. Это неверно. Стабилизирующей я назвал ту самую форму отбора, которую G. Simpson позднее назвал центростремительной. Различны не формы этого отбора, а его результаты, что я и учитывал (на что я и указывал). Указания на сходство с представлениями J. M. Baldwin также неверны. Эффект Baldwin'a является лишь побочным результатом действия стабилизирующего отбора в известных условиях. Теория стабилизирующего отбора не является ламаркистской. Она полностью входит в наши современные представления о дарвинизме. Однако она учитывает и нечто новое — создание устойчивого наследственного аппарата, как базы для механизма индивидуального развития и для его прогрессивной автономизации. Кроме многочисленных косвенных доказательств имеются и экспериментальные данные в пользу этой теории (Камшилов, Waddington и др.).

В заключение я хочу еще отметить, что стабилизирующий отбор в его конкретном проявлении не является обособленной формой отбора. Правильнее было бы говорить о движущем и стабилизирующем эффекте единого процесса естественного отбора. Первый улавливается лишь со временем, по мере изменений в условиях существования. Второй явно преобладает в любой исторический момент, характеризующийся установившимися условиями существования.

ЛИТЕРАТУРА

- Камшилов М. М. Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменения внешних условий.— Докл. АН СССР, 1939, т. 23, вып. 4, 361—364.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939.
- Шмальгаузен И. И. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции, т. I, II.— Журн. общ. биол., 1941, т. 2.
- Шмальгаузен И. И. Стабилизирующий отбор и проблема передачи половых признаков с одного пола на другой.— Журн. общ. биол., 1945, т. 6.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М.: Изд-во АН СССР, 1956.
- Waddington C. H. Canalisation of development and the inheritance of an acquired characters.— Nature, 1942, vol. 150.
- Waddington C. H. Epigenetics and evolution.— Symp. Soc. exp. Biol., 1952.
- Waddington C. H. Genetic assimilation of an acquired character. Evolution, 1953, N 7.

К СТОЛЕТИЮ ТЕОРИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА Ч. ДАРВИНА

В текущем году исполняется сто лет со дня выхода в свет (24 ноября 1859 г.) знаменитой книги Ч. Дарвина «Происхождение видов», все первое издание которой было распродано в течение одного дня, факт небывалый в истории научной литературы. Вся мировая общественность отмечает теперь эту дату как одно из крупнейших событий в истории человеческой культуры.

Теория Ч. Дарвина касается, как будто, частного вопроса и относится всецело к области биологии. Она, однако, оказала революционизирующее влияние не только на биологию, вызвав ее полную перестройку и приведя к возникновению ряда новых научных дисциплин. Она оказала глубокое влияние на всю науку и главное на все наше мировоззрение. Что же нового внесла теория Дарвина в миропонимание людей середины прошлого века и в чем значение этого нового?

До Дарвина человечество находилось под полным господством религии с ее верой в сотворение всех животных и растений такими, какими они являются в настоящее время. Отдельные, весьма немногие ученые пытались освободиться от ортодоксальных религиозных представлений. Некоторые считали, что многообразие живых существ не создано непосредственно божеством, а творцом создан лишь такой порядок, такой закон, который с необходимостью привел к их возникновению. Другие полагали, что богом создана целесообразно организованная материя с внутренними силами, направляющими развитие к самосовершенствованию организмов. Такие теории — результат известного компромисса между фактами и религией — не могли получить широкого признания, так как они, в сущности, ничего не объясняли. С другой стороны, книга Ч. Дарвина давала действительно научное объяснение существующего многообразия живых существ. Дарвин основывался только на данных, полученных в результате изучения природы. Он не искал объяснения в каких-либо таинственных «силах» или непонятных «законах». Дарвин собрал и сопоставил невероятное количество строго проверенных фактов. Он отдал этой работе всю свою жизнь. В результате ему удалось убедить даже многих своих современников в том, что органический мир развился естественным образом в результате взаимодействия живых существ с окружающей их природой («борьба за существование»), которое можно наблюдать и изучать и в настоящее время.

Значение теории Дарвина сводится вкратце к следующему. Теорией Дарвина была разбита вера в божественное сотворение растений и животных и в их неизменяемость. Было показано глубокое единство всего живого, основанное на общности происхождения растений и животных. Восстановлена в общих чертах картина исторического развития мира живых существ и показан переход от простых форм жизни ко все более сложным и совершенным. Вскрыта история происхождения многих современных животных, включая также историю происхождения человека. Теорией Дарвина впервые было разрушено представление о целесообразности всего сущего и вместе с тем показана основа действительно существующей относительной «целесообразности». Последняя выражается только в приспособленности строения и жизненных отправлений (функций) живых существ к условиям существования в определенной, нормальной для них обстановке. Таким образом, отвергались все веками укоренившиеся идеалистические представления о живой природе. Дарвин создал действительно строго научную и вместе с тем чисто материалистическую теорию, ясно вскрывающую объективную диалектику развития органического мира.

Суть дарвиновского объяснения эволюции очень проста и понятна. Потомство каждого живого существа (или пары таковых) состоит из многих особей, сходных в общем со своими родителями, но все же различающихся по своим признакам и свойствам. Многие из таких особенностей являются наследственными, т. е. могут быть найдены и в потомстве тех особей, которые ими обладали. Из большого числа детенышей одной пары животных или семян одного растения, исчисляемого нередко тысячами, а иногда и миллионами, выживают и оставляют потомство в среднем только две особи (поскольку численность каждого вида животных и растений в нетронутой природе остается в среднем почти постоянной, что не исключает возможности периодических колебаний или медленных, исторических изменений этой численности). Следовательно, огромное большинство молодежи и взрослых особей каждого поколения всегда гибнет в «борьбе» за свое существование. Естественно предположить, и в этом вся суть теории Дарвина, что из многочисленного потомства каждой пары вырастают до зрелого состояния, выживают, спариваются и оставляют потомство в среднем те немногие особи, которые оказались по своим признакам или свойствам наиболее приспособленными к тем условиям, в которых им пришлось развиваться, жить и размножаться. Если это переживание было результатом наследственных особенностей строения, жизненных функций или поведения данных особей, то эти свойства будут переданы следующим поколениям и послужат основой для хотя и медленного, но неуклонного накопления приспособительных изменений в строении и образе жизни представителей данного вида

живых существ. При исторической смене условий существования это приводит к постепенному усложнению и совершенствованию всей их организации. Такова суть теории естественного отбора, созданной Ч. Дарвином.

В качестве примера хорошо изученной истории происхождения животного под влиянием естественного отбора можно привести историю современной лошади. Древнейшие из известных предков лошадей были небольшими растительноядными животными величиной с небольшую собачонку или кошку. На ногах было по 4 пальца с копытообразными когтями. Зубы были тупобугорчатые с низкой коронкой. На протяжении почти всего третичного периода (в течение около 20 млн. лет) как в Старом свете, так и в Новом можно по ископаемым остаткам скелетов проследить за изменениями этих животных в различных направлениях. Много разнообразных маленьких трехпалых лошадок жило и в Европе, но все они вымерли. Основной ствол древней родословной лошади развивался в Америке. В конце третичного периода трехпалая лошадь проникла оттуда через Берингов перешеек в Азию и Европу, расселилась здесь и размножилась, а в Америке вымерла. Современная однопалая лошадь сформировалась в Евразии и размножилась вновь в Америке лишь после того, как была завезена туда испанцами. Древнейшие лошадиные питались сочными листьями лесных и луговых растений. Они передвигались по мягкой, иногда даже болотистой почве. Однако в середине третичного периода климат становился суше, распространялись степи с настоящей травянистой растительностью (злаками). Лошади находят здесь обильные корма, переходят к жизни в степях и к питанию более грубой пищей (травой). С этим связано и «приспособление» зубов, челюстей, жевательной мускулатуры, а следовательно, и всего черепа к захватыванию (резцами) и перетиранию (коренными зубами) этой пищи. Естественно, что низкие коронки зубов быстро стирались. Преимущественно выживали и оставляли потомство особи с более длительным ростом зубов, с более крепкими (складчатыми) и высокими коронками. В степях лошади сильно размножились. Однако одновременно размножились и хищники, которые за ними охотились. В открытой степи травоядным животным негде было укрыться от хищников. Можно было лишь спастись бегством. Поэтому выживали в борьбе за существование самые сильные и быстрые животные. Отсюда неуклонное увеличение общих размеров, удлинение и укрепление ног (в особенности нижних отделов) и усиление одного лишь среднего пальца, с его копытом, который служил основной опорой тела при быстром беге по твердой степной почве. Боковые пальцы постепенно укорачивались и исчезали (их остатки имеются в виде грифельных косточек под кожей и у современной лошади). Все эти изменения развивались очень постепенно и могут быть

прослежены на богатейшем материале по ископаемым остаткам скелетов. Они были вызваны образованием и распространением степей и приспособлением животных к жизни в этих степях. Это приспособление шло путем естественного отбора, т. е. представляет необходимый результат переживания особей, наиболее приспособленных к данным условиям существования. Так, возникла, в конце концов, современная лошадь как почти идеальное степное животное, достаточно хорошо защищенное своими органами чувств и сильными конечностями от нападения хищников. На этом и кончилась естественная история лошади в ее природной обстановке. С появлением человека возник новый фактор. Человек приручил лошадь и стал ее использовать для работы. Это привело к искусственному отбору, который вначале мало чем отличался от естественного. Просто человек сохранял у себя, кормил и пользовался той лошадью, которая его удовлетворяла. Лошадь, которая была менее пригодна для работы, съедалась. Таким образом, сначала бессознательно, а потом все более сознательно сохранялись «на племя» всегда лучшие лошади, которые и давали в среднем более удовлетворительное потомство. Так как лошади использовались для разных целей, то и отбор шел в разных направлениях. Более тяжелая и сильная рабочая лошадь достигла наибольшей специализации в тяжеловозах. Легкая и быстрая ездовая лошадь получила наиболее совершенные формы в арабской и английской скаковой лошади. Способы оценки лошадей совершенствовались в формах искусственного соревнования и учета наследственности по родословным книгам, и это привело к дальнейшему совершенствованию методов искусственного отбора, т. е. селекции.

Эволюционная теория Дарвина прошла длинный путь испытаний и в настоящее время покоится на еще гораздо более прочном основании, чем это могло быть во времена Дарвина. За прошедшее столетие был накоплен огромный научный материал по сравнительному изучению развития и строения не только современных растений и животных (данные морфологии), но и ископаемых остатков существ, живших в прошлые геологические эпохи (данные палеонтологии). Этот материал дает возможность восстановить действительную историю происхождения и преобразований растительного и животного мира с неизмеримо большей точностью и убедительностью, чем это было сделано Дарвином. Находки ископаемых высших обезьян, в том числе человекообразных, а также переходных форм (австралопитек и питекантроп) и бесспорных предков человека (от синантропа до неандертальца и кроманьонца) позволили восстановить с исключительной полнотой биологическую историю происхождения современного человека.

Эволюционное учение восторжествовало во всех своих частях. Однако неправильно было бы представлять себе, что история

дарвинизма за истекшее столетие была триумфальным шествием. Наоборот, это был долгий, трудный и тернистый путь. Борьба за дарвинизм как последовательную материалистическую теорию не закончилась и в настоящее время.

Еще при жизни Ч. Дарвина против него ополчились в первую очередь служители церкви и ханжи, которые не могли отказаться от веры в божественное происхождение человека и видели в учении Дарвина сплошное кощунство. Однако самый факт исторического преобразования, т. е. реальность эволюции органического мира, была настолько убедительно доказана, что голоса противников эволюции должны были вскоре замолкнуть. После этого атаки были направлены уже не против самой эволюционной идеи, а против материалистической теории Дарвина. Возникли различные «новые» теории, которыми пытались подменить дарвиновское объяснение эволюции (неоламаркизм в его различных формах, неовитализм и, наконец, неodarвинизм и холизм). Все они под маской нового («нео») скрывали наивно механистические (механоламаркизм) или, чаще всего идеалистические взгляды, дававшие лишь видимость научного объяснения, так как, в конечном счете, сводили движущие силы эволюции к различным первозданным зачаткам, внутренним «тенденциям» и изначальной целесообразности реакций всего живого, т. е. оставляли необъясненными основные свойства живых существ и действительные причины их исторического преобразования. Чем дальше, тем яснее вырисовывался классовый характер выступлений против теории Дарвина. Очень немногие ученые и в особенности К. А. Тимирязев с самого начала и до конца энергично боролись именно за материализм дарвиновской теории. Классики марксизма ценили, прежде всего, эту сторону теории, и у нас в Союзе имеются все данные для дальнейшего подъема бесмертной теории Дарвина на еще более высокий уровень.

Существенное место в теории Дарвина занимает факт наследуемости тех или иных изменений в строении и в жизненных проявлениях организмов. Дарвин собрал огромный материал по явлениям наследственности. Однако действительный механизм передачи свойств по наследству был вскрыт только в текущем столетии, когда зародилась новая наука об изменчивости и наследственности. Эта наука получила название генетики. Знание наследственных свойств и возможностей их изменения и комбинирования дает руководящие указания для выведения новых пород животных и сортов культивируемых растений путем сознательно направленной селекции. Поэтому генетика приобрела очень большое практическое значение. Однако первые успехи генетики привели к большим теоретическим увлечениям и попыткам заменить дарвинизм генетикой. Эти ошибки были, впрочем, преодолены в дальнейшем развитии самой генетики. Даже, наоборот, успехи генетики были использованы и в эволюционном

учении. Введение новых более точных методов экспериментального исследования изменений, происходящих в населении живых существ в результате изменения их условий существования, привело к углублению понимания источников и движущих сил эволюции и к новому подъему дарвинизма. Так, в результате вековой истории теория Дарвина заняла такую же прочную позицию в биологии, как и законы Ньютона в физике. Можно, однако, сказать и более того.

Теория естественного отбора Дарвина — статистическая теория, основанная на больших числах особей, и Дарвин был, по-видимому, первым ученым, показавшим, что организация системы (с ее внутренними силами взаимодействия) вводит массовые случайные явления в русло закономерных, строго направленных процессов. Это положение получило огромное значение в современной физике. Открытие химической структуры основных элементов клеточного ядра, так называемых хромосом, привело к слиянию физики и химии высокомолекулярных соединений с биологией в учении о наследственности. В этом синтезе наук — залог нового расцвета биологии. Уже открываются необозримые перспективы экспериментальных и теоретических исследований, за которыми не могут не последовать практические выводы в таких масштабах, о которых человечество еще недавно не могло и мечтать. Если конец прошлого века и начало нынешнего были веком пара и электричества, если мы теперь вступили в эпоху атомной энергии, химии полимеров и автоматически регулируемых производств, то будущий век, несомненно, будет веком величайших достижений в области биологии как в управлении жизненными функциями организмов, так и в овладении наследственностью и в создании новых форм организации. Заря этого будущего уже виднеется. Однако, оглядываясь назад, мы ясно видим, что начало новой биологии, биологии будущего, заложено все же трудами гениального Ч. Дарвина, который сумел 100 лет тому назад во многом далеко опередить современную ему эпоху.

ОГЛАВЛЕНИЕ

О трудах академика И. И. Шмальгаузена по закономерностям филогенетического развития	3
ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА	12
Предисловие	12
Глава I. Факторы эволюции	14
Введение	14
1. Изменчивость (мутации и модификации)	14
2. Борьба за существование	20
3. Естественный отбор	26
4. Изоляция (географическая и биологическая)	38
5. Скрещивание (комбинации)	46
6. Корреляции	52
7. Индивидуальная адаптация (аккомодация)	55
8. Стабилизирующий отбор	64
9. Факторы эволюции на разных ее этапах	77
Глава II. Формы эволюции	84
1. Видообразование и расхождение признаков	85
2. Эволюция и адаптация	90
3. Адаптация и организация	94
4. Масштабы эволюции	106
5. Эволюция как единый процесс, руководимый естественным отбором (творческая роль естественного отбора)	110
Глава III. Целостность организма в изменениях его соотношений с внешней средой	111
1. Корреляции и координации	111
2. Биологические координации и их значение в процессе эволюции (адаптации организма)	115
3. Динамические координации и их значение в процессе эволюции (ко-адаптация органов)	119
4. Топографические координации и их значение в процессе эволюции (установление основ организации)	123
Глава IV. Значение внешних и внутренних факторов в определении направления эволюции	128
1. Соотношения организма и среды в процессе эволюции	134
2. Дивергенция	136

3. Параллелизм и конвергенция . . .	141
4. Необратимость эволюции . . .	153
5. Направления эволюционного процесса	159
6. Темпы эволюции	165
7. Неограниченность эволюции . . .	171
Глава V. Адаптациоморфоз и его формы	174
1. Алломорфоз	177
2. Теломорфоз	184
3. Гиперморфоз	193
4. Катаморфоз	198
5. Ароморфоз	206
6. Эпиморфоз	215
Глава VI. Борьба за существование и элиминация в их значении для установления путей эволюции	218
1. Элиминация и отбор	218
2. Естественный отбор и формы эволюционного процесса (адаптациоморфоз)	236
3. Естественный отбор и искусственный отбор	251
Глава VII. Закономерности эволюции	256
1. Типичная последовательность в смене фаз эволюционного процесса (смена форм адаптациоморфоза)	256
2. Направленность эволюции и вымирание	263
3. Эволюция как историческое самодвижение системы организм — среда	268
Литература	271
СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ	277
Современное положение вопроса о факторах эволюции	277
Химические основы мутаций и их выражений	279
Проблема овладения изменчивостью	283
Полиплоидия	288
Экспериментальные мутации	291
Биогеоценоз как арена первичных эволюционных преобразований	294
Популяция как элементарная эволюирующая единица . . .	296
Количественная характеристика борьбы за существование	297
Интенсивность элиминации	297
Напряженность соревнования	299
Формы естественного отбора	302
Движущая форма естественного отбора . . .	303
Стабилизирующая форма естественного отбора	304

Скорость естественного отбора	307
Управление эволюционным процессом	316
Формы и скорость эволюции	323
Онтогенетические регуляции	344
СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР	348
Литература	351
К СТОЛЕТИЮ ТЕОРИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА Ч. ДАРВИНА	352

ИВАН ИВАНОВИЧ ШМАЛЬГАУЗЕН
ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Избранные труды

*Утверждено к печати Институтом эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова Академии наук СССР*

Редактор издательства *Т. Н. Маркова*. Художник *А. Г. Кобрин*
Художественный редактор *Н. Н. Власик*. Технический редактор *Е. Н. Евтянова*
Корректоры *Н. Г. Васильева, Л. В. Лукичева, В. С. Федечкина*

ИБ № 27301

Сдано в набор 16.11.82. Подписано к печати 11.03.83. Т-05553. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага для глубокой печати. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 22,5. Усл. кр. отт. 23,5. Уч.-изд. л. 24,9. Тираж 6300 экз. Тип. зак. 4359. Цена 2 р. 30 к.

Издательство «Наука», 117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90
2-я типография издательства «Наука», 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10